

ZUR PSYCHOLOGIE
DER
BEGEGNUNG ZWISCHEN TIEREN

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

ROBERT SCHLOETH



LEIDEN
E. J. BRILL
1956

ZUR PSYCHOLOGIE
DER
BEGEGNUNG ZWISCHEN TIEREN

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

ROBERT SCHLOETH



LEIDEN
E. J. BRILL
1956

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf
Antrag der

Herren Professoren H. HEDIGER und A. PORTMANN

Basel, den 24. Februar 1955

Prof. L. VONDERSCHMITT, Dekan



PRINTED IN THE NETHERLANDS

Diese Schrift erscheint mit gleicher Seitenzählung in „Behaviour“ Band X.

ZUR PSYCHOLOGIE DER BEGEGNUNG ZWISCHEN TIEREN

von

R. SCHLOETH

(Zoologischer Garten, Basel)

(Mit 25 Abbildungen)

(Eingeg. 11-XI-1955)

INHALTSÜBERSICHT

	pag.
Erklärung der Abkürzungen	I
Einleitung	I
I. Begegnungen zwischen artgleichen Tieren	11
1. Säuger	11
A. Chiroptera	11
B. Xenarthra	12
C. Rodentia	13
D. Carnivora	13
E. Subungulata	25
F. Artiodactyla	27
G. Mesaxonia	37
H. Primates	51
2. Vögel	61
3. Reptilien	65
II. Begegnungen zwischen artfremden Tieren	67
A. Mit einer Schildkröte	67
B. Zwischen Huftieren	71
Zusammenfassung	76
Literaturverzeichnis	77
Summary	79

Erklärung der Abkürzungen.

- | | | |
|---------------------------------------|---------------------|--------|
| 1. Zoologischer Garten Basel: Z.G.B. | 3. Wiederbegegnung: | W.Beg. |
| 2. Zoologischer Garten Zürich: Z.G.Z. | 4. Erstbegegnung: | E.Beg. |

EINLEITUNG

In einem zoologischen Garten begegnen sich nicht nur Tiere und Menschen — oft zum ersten Mal und als unauslöschliches Erlebnis — sondern

auch Tiere aus allen Weltteilen, Tiere, die ausserhalb des Zoomilieus niemals zusammenkommen würden. Anderseits kommt es im Zoo auch häufig vor, dass einem Tier nach mehr oder weniger langer Trennung wieder ein Artgenosse zugeführt wird. In allen diesen Fällen gibt es eine Unzahl von mimischen, gestischen u.a. Ausdruckserscheinungen und Verhaltensweisen zu beobachten, von denen in dieser Arbeit versucht wird, sie geordnet darzustellen und zu diskutieren. Es handelt sich also um einen Beitrag zur Psychologie der Begegnung, zu der F. J. J. BUYTENDIJK im Jahre 1938 etc. entscheidende Wegleitungen und Anregungen gegeben hat.

Es wurde mir die Möglichkeit eingeräumt, im Rahmen der zootechnischen Praxis einer grossen Anzahl von Begegnungen, hauptsächlich im Zoologischen Garten Basel, dann auch im Zürcher Zoo und im Erlenpark Basel beizuwohnen. Zu diesen Begegnungen gehören Umsetzungen aller Art, sowie Ein- und Angewöhnungen von Zootieren. Ausserdem wurden zum Zwecke des Studiums von Wiederbegegnungen absichtlich Tiere für eine bestimmte Zeit isoliert. Ferner bot sich gerade im Zoo die relativ seltene Gelegenheit, Konfrontationen von normalerweise nicht zusammenkommenden Tieren künstlich herbeizuführen. Auf diese Weise entstanden vom Oktober 1951 bis zum März 1955 eine Anzahl von 814 beschriebenen Begegnungen an insgesamt 244 verschiedenen Tierarten. Dieses Material lässt sich in folgende Begegnungsformen gliedern:

1. Erstbegegnung.

Erstes Zusammentreffen zweier oder mehrerer Individuen derselben oder verschiedener Art.

2. Wiederbegegnung.

Zweites bis x-tes Zusammentreffen zweier oder mehrerer Individuen derselben oder verschiedener Art nach einer bestimmten Trennungsdauer.

Es erscheint mir notwendig, schon an dieser Stelle die Bedeutung des Begriffes Begegnung abzugrenzen. Grundsätzlich beruht alles soziale Verhalten, auch das allereinfachste, auf der Möglichkeit des Sich-Begegnens, auf der Zuwendung zum Gleichartigen. Dadurch treten Tiere — und Menschen — in mehr oder weniger intensive Beziehungen zueinander, deren Charakter oder Ziele in vielen Fällen vom Beobachter anhand von Ausdruckserscheinungen erkannt werden können. Dort, wo bestimmte Organe spezifische Ausdrucksfunktionen übernommen haben, etwa die Ohren, der Schwanz, einzelne Feder- oder Haarpartien, gelingt es oft, relativ sichere Einblicke in die Stimmungswechsel der betreffenden Tiere zu erhalten.

Begegnung ist hier die Aufnahme oder die Wiederaufnahme von interindividuellen Beziehungen durch Zootiere. Die Leistungen der wichtigsten Funktionsträger zur Steuerung des sozialen Geschehens, der verschiedenen Ausdrucksorgane, werden in dieser Arbeit in erster Linie beachtet. Dabei wurde das Hauptgewicht auf das möglichst genaue, phaenomenologische Erfassen der ersten Reaktionen im Begegnungsverlauf gelegt. Die phaenomenologische Methode umschliesst einerseits das möglichst unvoreingenommene Streben nach dem Erfassen der Grundformen des tierlichen Verhaltens, andererseits ermöglicht sie dadurch — und erst dadurch —, dieses Verhalten als einzelne Funktionen und schliesslich als Teile eines sinnvollen Ganzen zu überschauen. Verfolgt wurde der Begegnungsablauf in den meisten Fällen nur bis zum Sichabzeichnen einer biologisch deutbaren Beziehungsweise, etwa Sexualpartner, Feind-Beute, Elter-Kind usw. Eine systematische Gliederung des Protokollmaterials darf nicht etwa als Anspruch auf systematische Vollständigkeit der beteiligten Tiergruppen aufgefasst werden.

1. DIE BEGEGNUNG

Beim Durchgehen der ethologischen Literatur wird man bald gewahr, dass dem Problem der Begegnung bisher keine besondere Beachtung geschenkt worden ist. PARDI (1948) beschäftigte sich mit dem Begegnungsverhalten der Feldwespe (*Polistes gallicus*) und BOYD (1953) untersuchte dasselbe an *Anser albifrons*. In beiden Fällen wurde das Hauptgewicht auf das Auftreten einer Dominanz der sich begegnenden Tiere gelegt, wobei sich — besonders bei *Anser albifrons* — Stufenreihen der dominierenden Tiere ergaben (soz. Rangordnung). Die Zuwendung zum Gesamtverhalten und den verschiedenen Ausdruckserscheinungen der Tiere in der Begegnungssituation schien deshalb umso dringender.

Diese Arbeit möchte nicht mehr sein, als ein erster Versuch, die Problematik des Sich-Begegns zu beleuchten und an Beispielen darzustellen. Von der Annahme ausgehend, dass die hier untersuchten Arten die Fähigkeit des Sich-Begegns besitzen, gelangten wir zur Feststellung einer beträchtlichen Reihe von Regelmässigkeiten. Die Fähigkeit des Sich-Begegns muss im Sinne einer psychologischen Bewertung verstanden werden. Sich-Begegnen heisst, zu fremdem Sein in Beziehung zu treten. Welcher Art diese Beziehungen sind, was sie an Erlebnis für das Tier bedeuten, glauben wir aber erst zu erfahren, wenn wir uns über die Wege, d.h. über die verschiedenen Kontaktmöglichkeiten, welche diese Beziehungen einschlagen, einigermaßen im Klaren sind. Auch mit der Kenntnis des faktisch Feststellbaren im Begegnungsgeschehen vermögen wir nur sehr wenig von dem zu ermes-

sen, was über diese mannigfachen Bahnen der Kontaktmodi an Erlebnis-möglichkeiten ausgetauscht werden kann.

Ich beschränke mich im Folgenden auf die vergleichende Darstellung der verschiedenartigen Weisen des Sich-Begegnens der beobachteten Arten.

2. DER KONTAKT

Bei der vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Kontaktformen in den folgenden Begegnungsprotokollen fallen zunächst beträchtliche Unterschiede der Kontaktbahnen innerhalb bestimmter Gruppen auf. Diese Kontaktwege lassen sich in zwei Gruppen ordnen, die sich nach ihrer evolutiven Wertigkeit als niedere und höhere unterscheiden lassen:

a) taktiler Kontakt	}	meist gekoppelt (nieder)
b) olfaktorischer Kontakt		
c) optischer Kontakt	}	meist gekoppelt (höher)
d) akustischer Kontakt		

Eine solche Darstellung gestattet zudem, von primitiveren Formen auf höhere Ausbildungen des Kontaktes zu blicken. Mit der Zunahme der ausgebildeten optischen Zentren ist auch eine Zunahme der interindividuellen Distanz in der Begegnung zu verzeichnen, d.h. die Kontaktweise verschiebt sich von der ersten der beiden Gruppen von Kontaktmöglichkeiten nach der zweiten (sog. Fernsinne). Sobald es sich jedoch darum handelt, eigentliche Kontaktnormen festzuhalten oder gar systematisch abzugrenzen, wird man bald gewahr, dass hiezu ein weiteres Kriterium zugezogen werden muss, nämlich das der Kontaktpunkte.

Die nasale Kontaktnahme mit gleichzeitiger nasaler Berührung (taktil-olfaktorisch) ist hier sowohl bei den Chiroptera, den Edentata und den Rodentia, als auch bei den vorwiegend optisch orientierten Ursidae, Felidae, Giraffidae, Equidae und Primates anzutreffen, doch stellen wir gerade bei den letztgenannten Formen eine Ritualisierung dieser Kontaktform fest: es bilden sich Begrüßungsstellungen und -bewegungen heraus, und distanz-schaffende, gerichtete Ausdrucksstrukturen usw.

Viele Kontaktformen bei Begegnungen fallen eigentlich unter den Begriff der Begrüßung, wie wir ihn in dieser Arbeit verwenden wollen. Ohne näher auf diese Terminologie einzugehen, müssen wir doch auch die verschiedenen anderen Möglichkeiten der Beziehungsaufnahme in der Begegnung kurz besprechen. Die Begrüßung als Form der artspezifischen Kontaktnahme ist eine sehr häufig anzutreffende Reaktion, jedoch gibt es an ihrer Stelle noch andere Reaktionen, wie Angriff, Flucht und zuweilen auch Indifferenz.

3. DIE KONTAKTPUNKTE

Im protokollarischen Teil wird von direkter und indirekter (olfaktorischer) Kontrolle gesprochen werden. Kontrolle schlechthin bedeutet hier immer die olfaktorische Auseinandersetzung mit den Merkmalen des begegneten Individuums. Sehr oft geschieht es nun, dass für die sich begegnenden Tiere nicht die direkten somatischen Merkmale von primärer Bedeutung für die Kontrolle sind, sondern dass indirekte Merkmale, wie Kot- und Harnstellen, Markierungsorte usw. in erster Linie kontrolliert werden (vergl. HEDIGER 1942). Hier sprechen wir somit von indirekter Kontrolle, gegenüber der den Körper vorziehenden direkten Kontrolle (vergl. Tabellen I, II, III, IV). Neben der olfaktorischen Kontrolle unterscheiden wir die optische Kontrolle, wie sie z.B. SCHENKEL (1947) beschrieben hat, die aber im Zusammenhang mit den olfaktorischen Kontaktpunkten hier nicht näher ausgeführt werden kann.

a) Die Kontrollpunkte.

Als hauptsächlichste und auffälligste Körperpartien des sozialen Verkehrs wurden von PORTMANN (1938) Kopf- und Analpol bezeichnet. Sowohl für die optische wie für die olfaktorische Kontrolle in der Begegnung wiesen diese beiden Körperpole bezeichnenderweise die stärksten Valenzen auf. Für die exakte Umschreibung einzelner derartiger Vorgänge werden in dieser Arbeit folgende Begriffe verwendet:

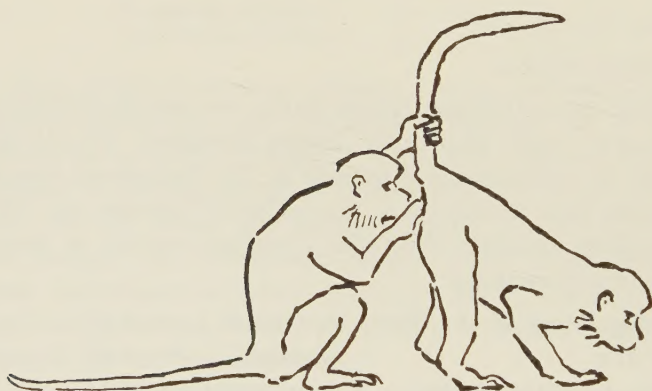
Gegenseitige Beschnupperung an der Nase: naso-nasal (= n-n)
 X beriecht Y am After : naso-anal (= n-a)
 X beriecht Y an den Geschlechtsteilen : naso-genital (= n-g)

Es liess sich bei der Bevorzugung des einen oder anderen Pols die Tatsache feststellen, dass besonders primitivere Formen die olfaktorische Kontrolle vorwiegend am Analpol (also naso-anal oder naso-genital), während die höheren Formgruppen dem Kopfpol den Vorzug geben (naso-nasal). Bei höchst-evoluierten Typen hingegen zeichnet sich eine deutliche Tendenz zur Reduzierung der naso-nasalen Kontrolle ab: entweder wird die bestehende Form der Kontaktnahme ritualisiert, wie z.B. bei Bären und Zebras, oder aber es findet eine Verschiebung der nasalen Kontrolle nach dem Genitalpol statt, eine Tatsache, die uns die Beispiele der (echten) Affen zeigen. Der Kopfpol erfährt somit eine weitgehende Befreiung von olfaktorischen Kontaktformen und gewinnt demzufolge eine höhere Bedeutung als Empfänger des optischen Kontrollverhaltens. Gleichzeitig wird der Kopfpol dadurch auch frei für seine höchste Funktion im sozialen Geschehen, als Träger der wichtigsten Ausdruckselemente.

Damit in engem Zusammenhang stehen die zahlreichen Probleme der äusseren Kopfgestaltung; wir wollen jedoch nur eines von ihnen kurz herausgreifen. Als auffällige Parallele zur Reduktion des naso-nasalen Kontaktes fin-



A



B



C

Abb. 1. Begegnungstypen (Beispiele). A: naso-anal (*Hyaena brunnea*);
B: naso-genital (*Macaca irus*); C: naso-nasal (*Tapirus terrestris*).

den wir die gleichzeitig schwindende Ausbildung eines feuchten Rhinariums. Besonders an einer systematisch deutlich feststellbaren Grenze zwischen

naso-nasalem und naso-genitalem Kontrollverhalten, wie etwa zwischen Halbaffen und Affen, entdeckt man in dieser Hinsicht einen Zusammenhang. Bei zahlreichen anderen Formen liessen sich ähnliche Feststellungen machen.

HEDIGER (1950) wies anlässlich seiner Einteilung der Säuger in Kontakt- und Distanztypen darauf hin, dass diese Erscheinung nicht mit der Hautbeschaffenheit in Zusammenhang stehe. Um so wichtiger erscheint es mir darum, die Aufmerksamkeit gerade auf diejenigen Körperstellen zu lenken, die für einen intensiven Kontakt gleichsam prädestiniert scheinen. Neben der feuchten Schleimhaut des Rhinariums besitzen besonders auch gewisse, mit Hautdrüsen versehene Körperstellen bestimmte Valenzen (wie zB. im Falle von *Capybara*, *Mesocricetus*, *Hyrax*, *Dicotyles* usw.). Fast jede Art weist zudem noch eine ganze Anzahl weiterer spezifischer Kontaktpunkte an den verschiedensten Körperstellen auf (Abb. 2, 3, 7).

b. Die Ausdruckserscheinungen.

Für die Beschreibung der Ausdruckserscheinungen im Begegnungsverhalten muss dieser Begriff in seiner weitesten Bedeutung verwendet werden. HEDIGER (1954, p. 265) unterscheidet in seiner Darstellung des tierlichen Ausdruckes folgende vier Hauptgruppen:

- | | |
|---------------------|---------------|
| A. Innerkörperliche | C. Akustische |
| B. Olfaktorische | D. Optische |

Eine grosse Zahl derartiger Ausdrucksmomente konnte in den Begegnungsprotokollen festgehalten werden, wovon einige einer näheren Betrachtung unterzogen werden sollen.

Unter den innerkörperlichen Erscheinungen sind es in erster Linie die Reaktionen des Darmes und der Exkretionsorgane, welche einen bestimmten Erregungszustand in der Begegnungssituation widerspiegeln (zB. die Vorverlegung der Defäkation bei *Choloepus*, p. 12). Diese Reaktionen können sowohl zu vermehrter gewöhnlicher Miktions- und Defäkationstätigkeit führen, als auch die Produktion von zu Markierungszwecken verwendeten Erzeugnissen des Stoffwechsels ganz erheblich steigern. Im zweiten Fall sprechen wir somit von einer erhöhten Ausdrucksbedeutung zB. der Harnproduktion und -verwendung. In dieselbe Kategorie der Ausdruckserscheinungen fällt auch die Beschleunigung der Atemfrequenz, wie wir am Beispiel der Weichschildkröte sehen werden.

Die optischen Ausdruckserscheinungen sind wohl diejenigen, welche man gemeinhin als eigentlichen Ausdruck bezeichnet. HEDIGER (1954, p. 266)

sondert sie in 1. mimische und 2. gestische Ausdrucksformen, wobei er die letzteren noch in die statischen und die dynamischen unterteilt.

Besondere Beachtung wurde hier neben den eigentlichen mimischen auch den Ausdrucksmöglichkeiten der Ohren geschenkt. Ausser den Ohrenstellungen mit der rein funktionalen Bedeutung der Schallokalisation — Sichern nach vorn, zur Seite und nach hinten — trifft man bei Formen mit auffälligen Ohrmuscheln eine Vielfalt von verschiedenen Ausdrucksstellungen der Ohrmuscheln an. Demnach dienen die Ohren zwei gänzlich verschiedenen Funktionskreisen als Organe: der Schallrezeption und der Stimmungswiedergabe und -übertragung. Jedem dieser Funktionskreise ist eine ganze Skala bestimmter Stellungen zugeordnet. Für die Beurteilung der einzelnen Ohrhaltungen wirkt erschwerend der Umstand, dass sich diese beiden Skalen streckenweise überdecken, dass also gewisse Stellungen identisch sind. Von der Normalhaltung — Stellung gegen vorn — der Ohren ausgehend, verläuft die Identität der Stellungen etwa bis zur Mitte des ganzen Weges, den die Ohren bis zur völligen Stellung gegen hinten zurücklegen können. Dabei ist auf die Tatsache zu achten, dass sämtliche Stellungen, die der Schallrezeption dienen, so ausgebildet sein müssen, dass sie stets ein Optimum an Funktionsbereitschaft gewährleisten. Stellung nach vorn der Ohren bedeutet also einerseits Sichern in der Blickrichtung und stellt anderseits in vielen Fällen zugleich den Ausdruck einer momentanen und weitgehend sozialen Sicherheit dar. Diese Sicherheit nimmt umso mehr ab, je weiter die Ohren jeweils nach hinten gelegt werden — und hier trennen sich die Bahnen der zwei in Frage stehenden Funktionskreise endgültig. HEDIGER (1940, 1954, p. 259) beschreibt die Möglichkeiten der Ohrstellungen für das sichernde Verhalten in sämtliche Richtungen, also zB. das Nachvorn-Richten des einen Schalltrichters und das gleichzeitige Nachhinten-Richten des andern beim Elch (*Alces alces*). Allen diesen Ohrstellungen entspricht sicherlich eine gewisse Stimmungslage. Aber erst beim völligen Nachhinten-Legen und teilweise sogar Zusammenfallen der Ohrmuscheln sprechen wir von einer reinen Ausdrucksbedeutung. Was wir nämlich beim sichernden Verhalten vermissen, ist die direkte soziale Bezogenheit, die sich nur bei der Herabsetzung der Funktionsbereitschaft der Ohren finden lässt.

DARWIN (1899) erkannte in vielen Punkten das Faktum des Ohrenzurücklegens sehr gut, doch schränkte er seine eigenen treffenden Beobachtungen durch kausale Erklärungsversuche (Schutzfunktion) leider zu sehr ein.

Im Falle des Nachhinten-Klappens der Ohren ist die Bedeutung diejenige der Unsicherheit, mit allen Schattierungen der gewöhnlichen, momentanen Unsicherheit bis zur völligen sozialen Gehemmtheit (zB. Lama und Wolf).

Dazu kommt nun aber noch ein weiterer, zugleich auch höherer Sinn des Ohrenzurücklegens, der von der erwähnten Unsicherheit unabhängig und unterscheidbar ist. Es ist die dem Ausdruckskomplex des Drohens zugeordnete Haltung, die sich meist dadurch von der eben beschriebenen Stellung unterscheidet, dass die Ohren etwas nach hinten unten gelegt werden (zB. Cerviden). In der Analyse der Panzernashorn-Begegnung (Seite 39) habe ich zu zeigen versucht, wie exakt die Stellungen der Ohren dem jeweiligen Grad der individuellen Sicherheit und damit dem Vorrücken oder dem Zurückweichen entsprechen. Es sei hier auch an den Ausnahmefall in Bezug auf die Ohrenstellungen bei *Loxodonta* erinnert, wo ja gerade im unsicheren Schreck die Ohren nach vorne geklappt werden (verbunden mit Kot- und Harnabgabe). In den Bereich der optischen Ausdrucksstrukturen gehören die bei den Zebras häufigen Begrüßungsbewegungen (Seite 45) und selbstverständlich auch die mimischen Erscheinungen bei den Affen. In vielen Fällen der Interpretation werden von einer Ausdruckshandlung nur bestimmte, auffallende Momente herausgegriffen und als Ausdruck bezeichnet, wobei aber zu bedenken ist, dass gerade der gesamte dynamische Ablauf spezifisch ist und dass die Funktion dieser Handlung eine viel komplexere ist, als nur gerade die einer momentanen Grimasse (vergl. auch WÖRNER 1940). WÖRNER sieht im Ausdrucksbild als zeitlicher Verlauf geradezu das körperliche Korrelat zum psychischen Geschehen.

Auch an gestischen Ausdruckserscheinungen können bei Begegnungen unzählige interessante Einzelheiten festgestellt werden. Als eines der wichtigsten Ausdrucksorgane wäre hier noch der Schwanz zu nennen, mit dessen Funktionen sich SCHENKEL (1947) und BOPP (1954) eingehend befasst haben.

c) Die Bedeutung von Kot und Harn.

Als wichtige Bedeutungsträger im Leben der Tiere, vor allem der Säuger, sind Kot und Harn schon seit längerer Zeit bekannt (UEXKÜLL und SARRIS 1931, HEDIGER 1944) ¹⁾. Bei der Besprechung der innerkörperlichen Ausdruckserscheinungen werden wir die enorme Wirkung der Begegnungssituation auf den Darmtraktus und die Exkretionsorgane kennen lernen. Ich möchte aber schon hier auf das eigenartige Verhalten von *Lama vicunia* an der Kotstelle (Seite 31) hinweisen. Ein typischeres Beispiel eines innigen Verhältnisses zu Kot und Harn kann nicht so leicht gefunden werden. Das ganze Zeremoniell der Kotbearbeitung unter abwechselnder Beteiligung der

1) Eine Darstellung der HEDIGER'schen Studien findet sich auch im medizinischen Werk von CHRISTOFFEL (1944).

Partner war so ausdrucksgeladen, dass an der fundamentalen und ernsthaften Bedeutung für das Individuum nicht zu zweifeln war.

Kot und Harn wurden bei vielen Säugern der verschiedensten Gruppen im Schock der plötzlichen Gegenüberstellung sehr oft unmittelbar — vielfach auch mehrmals hintereinander — abgegeben. Ueberwiegend waren diejenigen Fälle, in denen die Tiere B koteten oder harnten, doch konnte dieses Verhalten z.T. auch mit dem vorgenommenen Ortswechsel in Zusammenhang gebracht werden. Über ähnliche Verhältnisse bei den Vögeln orientiert die Tabelle IV.

Panthera pardus markierte bei einer Begegnung mit einem ♀ innert einer Stunde 29 mal (Seite 21). Ein ähnlicher Vorgang war bei *Tremarctos ornatus* festzustellen (Seite 16), der innert 10 Minuten 8 mal markierte. Diese Tatsache bedeutet zudem eine gewaltige Steigerung der Harnproduktion.

d) Der Erlebnisinhalt.

Die interindividuellen Beziehungen lassen sich wie folgt gliedern: 1. In den objektiv direkt erschliessbaren Anteil und 2. in den nur indirekt erfassbaren, subjektiv verborgeneren Gehalt des Beziehungsgeschehens. In den ersten Teil des Vorganges sind wir in der Lage, bis zu Einzelheiten vorzudringen. Wo es sich aber darum handelt, Näheres über das subjektive Erlebnis auszusagen, müssen wir wohl auf derselben Stufe Halt machen, wie es z.B. die Erforschung des tierlichen Traumes (HEDIGER 1945, 1954) und die Frage nach dem tierlichen Bewusstsein (HEDIGER 1947) zu tun gezwungen sind. Zum subjektiven Erleben in der Begegnung gehören jedoch sicherlich Vorgänge wie Wiedererkennen, Zuneigung, Abneigung usw.

Nach Möglichkeit wurden einzelne typische Situationen durch Skizzen, Photographien und Filmaufnahmen festgehalten, sodass sie für die spätere, genaue Analyse fixiert waren. Es liegt in der Natur des Zoo-Betriebes begründet, dass manche Begegnungen nicht oder nicht so oft wiederholt werden konnten, wie das zur Präzisierung oder Ueberprüfung einzelner Beobachtungen wünschenswert gewesen wäre. Immerhin ergeben sich durch die Summierung der Begegnungen bei den zahlreichen Arten doch gewisse Auffälligkeiten, Zusammenhänge oder Regelmässigkeiten, die mir mitteilenswert erschienen und die nachfolgenden Untersuchern nützlich sein oder als Anregung dienen könnten. Es war nicht das Ziel dieser Arbeit, ein statistisch gesichertes Material über das Begegnungsverhalten einiger Tierarten zu erlangen, sondern es bestand darin, eine möglichst grosse Anzahl Begegnungen verschiedenster Art vergleichend zu beschreiben. Dieser Entscheid brachte es mit sich, dass viele Begegnungen als Einzelbeobachtungen figu-

rieren, die als solche aus bekannten Gründen anfechtbar sind. Ferner muss noch darauf hingewiesen werden, dass es sich hier durchwegs um Gefangenschaftsreaktionen handelt, d.h. dass viele Tiere sich unter normalen Umständen (z.B. grössere Lebensgebiete, mehr Ausweichmöglichkeiten) nicht auf diese Art oder überhaupt nicht begegnet wären.

In der Darstellung musste ich mich auf die Wiedergabe einzelner, besonders typisch erscheinender Protokolle beschränken. Für die Diskussionen und Zusammenfassungen wurden jedoch weitgehend alle Begegnungsprotokolle herbeigezogen.

Mit dem Buchstaben A wurde das schon im Käfig anwesende Tier (oder eine Mehrzahl von Tieren) bezeichnet, mit B das neuhinzukommende Tier (oder Mehrzahl).

I. BEGEGNUNGEN ZWISCHEN ARTGLEICHEN TIEREN

1. SÄUGER

A. Chiroptera.

1. Flughund (*Pteropus medius*) Protokoll 14:

E.Beg. A: 1 ♂. B: 1 ♂, 2 ♀. Z.G.B. 15.2.1952. 1430 h. Bemerkungen: Die Tiere B werden einzeln eingelassen, zuerst das ♂.

Das ♂ B klettert sofort am Gitter hoch und trifft nach 80 cm auf das ♂ A, das mit dem Kopf nach unten an den Maschen hängt: unmittelbare naso-nasale Beschnupperung, wobei beide Tiere heftig zittern, B stärker als A.

1431 B dreht sich von A ab und um, sodass er nun ebenfalls kopfabwärts am Gitter hängt. Die gegenseitige naso-nasale Beschnupperung wird in dieser Lage fortgesetzt. Darauf beriecht A Kopf, Handgelenke und Brust von B, der sich passiv verhält.

1433 A greift plötzlich B an, beisst B in die sehr stark verteidigten Handgelenke und in die Schnauze. B beisst zurück.

1434 Beide Tiere hängen ruhig nebeneinander, berühren sich sogar etwas beim Hängen.

1436 Das ♀ kommt das Gitter hinaufgeklettert. Es wird oben von A folgendermassen empfangen: gegenseitige naso-nasale Beschnupperung. Darauf beriecht A das ♀ an den Handgelenken und schubst es etwas herum. B zittert dabei stark, A nur wenig. Es ist ein Zittern, das den ganzen Körper umfasst.

1438 Das 2. ♀ B kommt herauf. Es wird von A auf dieselbe Weise berochen. Wieder zittert B stark, A kaum.

1442 Alle 4 Tiere hängen ruhig nebeneinander. Beide ♂ ♂ vorne am Gitter, die beiden ♀ ♀ 10 cm hinter denselben.

Diskussion: Die erste olfaktorische Kontrolle erfolgte direkt und naso-nasal. Eine besondere Bedeutung als Geruchsträger schienen auch die in Kopfhöhe gehaltenen Handgelenke zu haben. BREHM (1912) erwähnt im Band 1 der Säuger (p. 405) das Zittern kämpfender Tiere dieser Art. Ob

das auch hier beobachtete Zittern mit einer Temperaturregulation in Zusammenhang steht, kann nicht entschieden werden.

B. *Xenarthra*.

1. Zweizehenfaultier (*Choloepus didactylus*) Protokoll 58:

E.Beg. A: 1 Individuum, wahrscheinlich ein ♀. B: 1 Individuum, wahrscheinlich ein ♂. Z.G.B. 8.8.1952. 1015 h. Bemerkungen: B wird in der offenen Transportkiste in den Käfig von A gestellt.

B ist im Begriff, aus der Kiste zu klettern, als A herbeikommt und B sofort in den rechten Vorderfuss beisst. Darauf entfernt sich A relativ rasch.

1016 A hängt sich an seinem normalen Kotplatz auf, so, dass der Analtail ca 10 cm über dem Boden hängt: Miktion und Defäkation während 3 Minuten. In dieser Zeit ist B aus der Kiste geklettert. Nun beriecht B die Kletterstangen des Käfigs (Spuren von A?).

1019 B klettert in eine Ecke und rollt sich zum Schlafen zusammen.

1020 A nähert sich dem schlafenden B. B erwacht und hält ihm den Kopf entgegen. Nun bringt A seine Nase bis auf ca 8 cm an diejenige von B heran, doch B faucht. Darauf entfernt sich A, klettert sehr schnell im ganzen Käfig umher. B rollt sich wieder ein.

1025 A nähert sich von neuem, beriecht das Nackenfell des schlafenden B. B erwacht und faucht wieder, worauf sich A entfernt und die Transportkiste beriecht. (Beim Fauchen von B sind schwach die Zähne sichtbar.)

1031 A nähert sich abermals dem schlafenden B. B faucht, schlingt plötzlich die Arme um den Leib von A und beisst zu. (Dabei hängt B nur noch an den Krallen der Hinterextremitäten.) A macht sich los, flieht. Wenn A nochmals in die Nähe von B kommt, schlägt B mit den Armen zu.

1048 Beide Tiere hängen ruhig. Distanz ca 2,5 m.

Diskussion: Äusserungen der starken Erregung waren die Angriffe, das relativ schnelle Klettern und vor allem die sofortige Entleerung. Nach Angaben des Wärters (Raymond) entleerte sich dieses Tier ungefähr alle 10 Tage an diesem Ort. Die letzte Kotabgabe fand am 1.8.1952 statt. Diese Entleerung wäre also zwei Tage zu früh erfolgt, eine Tatsache, die mit dem Erregungszustand in der Begegnungssituation in Zusammenhang gebracht werden kann. Bei drei weiteren Faultierbegegnungen (Protokolle 90, 91, 113) stellte ich in einem Fall (Protokoll 90) einen Versuch zur Kotabgabe fest, die beiden anderen verliefen in dieser Hinsicht ergebnislos. Die olfaktorische Kontrolle befasste sich einerseits mit den indirekten Merkmalen (Spuren, Kot in der Transportkiste), anderseits mit dem Individuum selbst. Doch nur im vorliegenden Protokoll war eine Andeutung zur naso-nasalen Kontrolle zu sehen, in allen anderen Fällen wurde keine lokalisierte direkte Kontrolle notiert. Vielmehr wurden nur gerade diejenigen Körperstellen berochen, die mit Vorsicht erreichbar waren: Nackenfell, Rückenfell, Füße. Eine eigentliche Anschluss tendenz konnte in keinem Fall beobachtet werden.

C. Rodentia.

1. Wasserschwein (*Hydrochoerus capybara*) Protokoll 21:

W.Beg. und E.Beg. A: 2 ♂, 1 ♀. B: 1 ♀, 1 juv. ♀ (geb. 17.1.1952). Z.G.B. 9.4.1952. 0900 h. Bemerkungen: Das ♀ B wurde wegen Gravidität am 5.1.1952 von der Gruppe getrennt.

Anfangs keine sichtbare Reaktion.

0902 Ein ♂ A beriecht die Genitalregion von ♂ B, anschliessend den Nasenrücken (Ort einer Sekretdrüse).

0904 Das ♀ B und das andere ♀ A beriechen sich gegenseitig naso-nasal, während zur gleichen Zeit das ♀ A die Genitalregion des ♀ B beriecht.

0905 Das erste ♂ A beschnuppert B juv. genital, verfolgt es anschliessend mit deutlich sexuellen Absichten.

0906 Das 2. ♂ A beginnt das ♂ B ernstlich zu verfolgen und zu beißen. Es entspinnt sich eine heftige Jagd, wobei sich B nicht verteidigt.

0913 B juv. wird vom 1. ♂ A bestiegen, doch bleibt es beim Begattungsversuch, da B wirklich noch zu klein ist (kaum halb so gross wie A). Das 2. ♂ A verfolgt immer noch das ♀ B.

0928 Die Tiere werden infolge einer Bissverletzung von ♀ B getrennt.

Diskussion: Eine Reaktion auf die neuen Artgenossen setzte erst allmählich ein. Die direkte olfaktorische Kontrolle richtete sich in erster Linie auf den Anal-Genital-Pol. Ferner wurden die Sekretdrüsen des Nasenrückens und die Nase selbst ungefähr gleich häufig berochen. Im Prinzip verläuft zB. eine Begegnung zwischen Goldhamstern weitgehend ähnlich. Das Junge, dem Aussehen nach ein adultes Tier von halber Normalgrösse, erfuhr die Behandlung eines geschlechtsreifen Weibchens. Veränderungen der Ohrenstellungen konnten keine beobachtet werden. Die lautlichen Äusserungen beschränkten sich auf den bekannten, girrenden Stimmföhlungs-laut (Tafel I, Abb.1).

D. Carnivora.

1. Nerz (*Lutreola vison*) Protokoll 158:

E.Beg. A: 1 ♂. B: 1 ♀. Z.G.B. 9.3.1953. 1415 h. Bemerkungen: B wurde am 1.5.1952 geboren und ist die Tochter von A. Beide waren die ganze Zeit über nur durch ein Gitter getrennt.

A kommt nach dem Erblicken von B in seinem Käfig sofort aus dem Schlafwinkel hervor und beginnt B gleich zu verfolgen. B. flieht kaum.

1417 A packt B an der Genickhaut, schleppt das ♀ mit sich umher. Dabei beschnuppert B den unter ihr vorbeigleitenden Boden.

1428 A lässt B los, entfernt sich etwas. B sucht nun aber nicht das Weite, sondern folgt A dicht, die Nase an seinem Anapol (unter dem Schwanz).

1430 B trinkt (wahrscheinlich) Wasser.

1431 A nähert sich B wieder, knurrt, packt B am Genick, wobei B leicht aufschreit. A zerrt das ♀ anschliessend mühsam am Gitter hoch, jedenfalls um es in sein 3 m

über dem Boden liegendes Versteck zu bringen. Dabei wird B an der Nackenhaut völlig regungslos und frei hängend bis auf eine Höhe von 2 m getragen. Dort fallen beide Tiere herunter, sodass B frei wird. A ergreift B aber sofort wieder, schleppt das ♀ diesmal hinter eine Kiste, wo jedenfalls die Paarung beginnt (Die Tiere sind nicht mehr sichtbar.)

Diskussion: Diese Begegnung stellt das bei den Marderartigen übliche Paarungsverhalten dar. Das ♀ wird in der Regel vom ♂ verfolgt, am Genick ergriffen und bis nach der Begattung nicht mehr losgelassen (während ca 1 Stunde). In 2 weiteren Protokollen zeigte das ♂ dieselbe Reaktion, wogegen das ♀ sich in einem Fall der Paarung mit Erfolg widersetzte (Protokolle 169 und 170). Es handelt sich jedoch nicht ausschliesslich um eine Vergewaltigung des ♀, wie dies zB. in der Fachliteratur von Pelztierzüchtern behauptet wird, also im Sinne einer zumindest passiven, wenn nicht gar defensiven Rolle des weiblichen Tieres. Das Verhalten des ♀ gegenüber dem ♂ in unserer Begegnung zeigt jedoch, dass die Beteiligung des ♀ am Paarungsgeschehen ebenso gross sein kann, wie diejenige des ♂.

2. Vielfrass (*Gulo gulo*) Protokoll 187:

E.Beg. A: 1 ♂. B: 1 ♀. Z.G.B. 8.4.1953. 0914 h. Bemerkungen: Seit dem 25.11.1952 waren die aneinandergrenzenden Käfige der beiden Tiere durch einen Gitterschieber getrennt.

B kommt gleich nach dem Hochziehen dieses Schiebers in den Käfig von A, beriecht den Boden.

0917 A nähert sich B, versucht sie anal-genital zu beschnuppern. B dreht sich aber um, schnappt knurrend nach A sodass sich A zurückziehen muss. Dabei ziehen beide Tiere die Oberlippe über die Zähne hoch (A deutlich höher als B), legen die Ohren nach hinten an den Kopf. B klemmt etwas den Schwanz ein.

0922 B greift A an: kurzer heftiger Kampf unter lautem Knurren. A verteidigt vor allem das Zentrum des Käfigs, wo sich sein Heim befindet.

0924 A markiert am Wasserbecken, nachdem er zuvor heftig mit den Vorderfüssen im Wasser geplänscht hat. Anschliessend beriecht er die Stelle mehrmals. B beschnuppert inzwischen den Boden des Geheges.

0929 B beriecht die Marke von A. Darauf rollt sie einen kleinen Vollgummiball im Käfig umher, beisst unter Knurren hinein.

0937 A markiert abermals am Beckenrand, geht hierauf in seine Schlafkiste auf dem Wandbrett. Man hört ihn nagen. B sieht öfters zu A hinauf.

0943 A kommt wieder herunter, nähert sich B, die ihn aber knurrend in die Flucht schlägt. (Gleiche Mimik, wie beim ersten Angriff.)

0946 und 0949 A markiert am Beckenrand. Dazwischen rollt er sich auf dem Rücken. B läuft am Gitter auf und ab.

0952 A markiert am selben Ort.

0957 B beriecht die Marke.

1010 A markiert wieder an derselben Stelle. B beriecht sie gleich anschliessend, beisst zornig mehrmals in den Beckenrand in der Gegend der Markierungsstelle.

1013 A kotet.

1015 B beschnuppert den Kot.

Diskussion: Nachdem der anal gerichtete Beschnupperungsversuch des ♂ vom ♀ abgewiesen worden war, beschränkte sich A auf die Verteidigung seines Heimes und auf das wiederholte Erneuern seiner Duftmarke (5 mal). Der ganze Begegnungsablauf trägt das typische Gepräge einer Konfrontation zweier weitgehend solitär lebender Tiere. Die immerhin beschränkten Ausweichmöglichkeiten wurden vom ♂ voll ausgenützt. In der Abwehr wurden die Ohren zurückgelegt und die Zähne zuweilen stark entblösst. Das ♀ klemmte etwas hundeartig den Schwanz zwischen die Hinterbeine.

3. Braunbär (*Ursus arctos*) Protokoll 163:

W.Beg. A: 1 ♂, 3 ♀. B: 1 ♀. Z.G.B. 20.3.1953. 1420 h. Bemerkungen: B wurde während 7 Tagen von den Bären A isoliert gehalten, doch war durch eine Türspalte eine geruchliche Kontaktnahme möglich. Rangordnung innerhalb der Gruppe: Alpha = ♂ A, Beta = 1. ♀ A (grösstes), Gamma = die beiden jüngeren ♀ A auf ungefähr gleicher Stufe, Omega = ♀ B. Jedes Tier hat einen bestimmten, seiner Ranghöhe entsprechenden Platz im gemeinsamen Gehege.

B kommt nicht sofort nach dem Hochziehen des Schiebers heraus.

1436 Das ♂ A geht in den Käfig von B, worauf B sofort an ihm vorbei nach aussen flieht (rückwärts). Das 3. ♀ A verfolgt B kurz, die jedoch, die Ohren zurückgelegt, nach ihrem üblichen Standort flieht. Dort beginnt B sofort die herumliegenden Kothaufen der Artgenossen und die Felswände zu beschnuppern.

1440 Das ♂ A nähert sich ihr (B) mit schräg gehaltenem Kopf, geöffnetem Maul und aufrechten Ohren. B öffnet darauf ihr Maul ebenfalls und hält es auf die entgegengesetzte Seite schräg. (B sitzt zur Zeit halb.) Die Ohren sind zurückgelegt. In dieser Haltung bringt A den Kopf so nahe an denjenigen von B, bis sich die Schnauzen leicht berühren. Nun werden die Mäuler geschlossen und es erfolgt ein gegenseitiges Beschnuppern der Wangengegend, worauf sich A entfernt.

1445 B kommt von selbst in die Nähe des ♂ A. B beriecht ihn (A) zwei Mal am linken Ohr, ohne dass A dabei sichtbar reagierte.

1448 B reibt Hals und Wangen an den Felsstufen bei ihrem Standort, beriecht die Stellen eingehend.

1449 Dasselbe Verhalten an der Felswand.

1458 Dasselbe Verhalten wieder an den Stufen. Die Tiere A haben ihre Plätze eingenommen und betteln um Futter.

Nach dem Hochziehen des Schiebers, aber vor dem Eintritt von B, markierte das 1. ♀ A am künstlichen Baum auffällig und in aufrechter Haltung. Das 2. ♀ A beroch den Malbaum. Doch während der Anwesenheit von B beschäftigte sich keines der Tiere auf irgend eine Weise mit dem Baum.

Diskussion: Dieser Fall stellt ein typisches Beispiel für eine Wiederbegegnung dar. Bezeichnend ist, dass das ♂ als ranghöchstes Tier, die direkte olfaktorische Kontrolle übernahm. Ob die Kürze der Trennungsdauer oder der Umstand, dass B ein ♀ war, das ♂ zum Nicht-Markieren veranlassten, konnte nicht entschieden werden. Hingegen zeigte das ♀ B ein an Markieren grenzendes Verhalten an seinem Standort. Interessant war

ferner die Begegnungshaltung der beiden Tiere. Bei Eisbären (*Thalarctos maritimus*, Protokolle 119, 388) und Brillenbären (*Tremarctos ornatus*) konnte ich dieses Verhalten in der Begegnungssituation ebenfalls mehrmals antreffen. Vermutlich ist es eine, aus einer Verteidigungs- bzw. Angriffsposition hervorgegangene, spezifische Annäherungsstellung, die Symbolcharakter erlangt hat. Schon bei 5 Monate alten Brillenbären konnte diese Schnauzenstellung untereinander beobachtet werden. In allen Fällen ihres Auftretens erfolgte sie zwischen sich bekannten Tieren.

Vom rangtiefen Tier wurden die Ohren etwas zurückgelegt, während das Alpha-Tier sie stets aufgerichtet trug.

4. Brillenbär (*Tremarctos ornatus*) Protokoll 144:

E.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀. B: 1 ♀. Z.G.B. 27.12.1952. 1434 h. Bemerkungen: B hatte Gelegenheit, den Raum der beiden A vorher gründlich kennen zu lernen (indirekte olfaktorische Bekanntschaft). B befindet sich als erstes Tier im Raum, dann erst werden die A nacheinander hinausgelassen, das ♂ zuerst. B ist jungerwachsen, ziemlich kleiner als die beiden A.

Nach dem Hochziehen des Schiebers kommt das ♂ A sofort heraus und begibt sich auf den höchsten Punkt des Felsens, dann gleich wieder hinunter.

1435 B geht dem ♂ A aufrecht entgegen, sodass A im ersten Moment etwas zurückweicht. A geht darauf sofort an seine Markierungsstelle und markiert. Sodann geht A auf B zu und beschnuppert B ganz kurz nasal (A ist dabei deutlich der aktive Teil). B hatte sich dazu ganz, A halb aufgerichtet. A hat die Ohren seitlich nach vorn, B ganz zurück an den Kopf gelegt.

1436 A lässt von B ab, geht markieren.

1437 A markiert am selben Ort.

1438, 1439, 1440, 1441, 1442 A markiert am selben Ort.

1442 B reibt die Schulter am Felsen, doch nicht am Markierungsort des ♂. B reibt nur ganz kurz, erhebt sich jedoch dazu halb, sodass das Verhalten dem Markieren des ♂ ziemlich ähnlich sieht.

1443 A beriecht diese Stelle.

1446 A markiert an dieser Stelle.

1449 Das ♀ A wird hereingelassen. Es findet eine sofortige naso-nasale Beschnuppung zwischen den beiden A statt, dazu stoßen beide einen girrenden Kontaktlaut aus. Zwischen den beiden ♀ erfolgt keinerlei Kontaktnahme.

1455 Das ♂ A geht auf B zu, beide richten sich auf, es erfolgt eine Art Auftritt. Dabei nimmt B wieder die schon beschriebene Stellung ein, legt die Ohren ganz nach hinten, streckt aber den Kopf nach vorne. Das ♀ A hält sich ständig hinter dem ♂ A. Als sich nun das ♂ aufrichtet, erhebt sich sein ♀ ebenfalls halb und umfasst ihn von hinten mit den Armen. Aus dieser Stellung heraus schaut das ♀ A um das ♂ herum nach dem ♀ B. Der Auftritt endet ohne Kampf.

1557 Das ♂ A drängt B ans Wasser, schneidet B auf diese Weise den Weg ab. B erhebt sich wiederum auf die Hinterbeine, heult laut auf. Gleich darauf erhält B einen Tatzenhieb auf den Kopf von dem sich aber sofort wieder zurückziehenden ♂.

1602 Beide A beginnen spielerisch zu raufen, B hält sich ca 4 m von ihnen entfernt, achtet sehr darauf, diese Distanz einzuhalten.

Diskussion: Als erste Reaktion, noch bevor die direkte olfaktorische Kontrolle erfolgte, war ein Markierungsakt des ♂ zu verzeichnen. Danach erst fand eine naso-nasale Beschnupperung statt. In der Folge markierte das ♂ innert 10 Minuten noch 8 Mal, ein Tatbestand, der zweifellos durch die Begegnungssituation bedingt ist.

Die Schabestelle (Markierungsstelle?) des ♀ veranlasste das ♂ zu sofortiger Kontrolle und zum Anbringen seiner eigenen Marke an dieser bisher nicht beachteten Stelle. Eigenartig mutete ferner die Verhaltensweise des ♀ A dem ♂ gegenüber an. Allgemein betrachtet, handelte es sich um eine typische Reaktion inferiorer Tiere in der Situation einer Erstbegegnung bei Anwesenheit eines ranghöheren, bekannten Artgenossen (HEDIGER 1942). HEDIGER beobachtete beim Kragenbären einen ähnlichen Fall im Zirkus (p. 169): „Beim Zusammengewöhnen von Bären und Löwen zu einer gemischten Gruppe beobachtete ich, wie der Bär an der Seite des Dompteurs Schutz vor den Löwen suchte und sich hinter dem ihm vertrauten Menschen in den Gefahrschatten begab.“ Ranghöheres Tier war in jenem Falle der Mensch. Ein analoges Verhalten stellte ich ebenfalls beim Kragenbären (*Tremarctos tibetanus*) fest: (Protokole 205 und 215). Anlässlich einer Erstbegegnung zwischen Kragenbären und Malayenbären (*Helarctos malayanus*) drückte sich das rangtiefere der beiden Kragenbären-♀ mehrmals hinter seine Genossin und umfasste diese von hinten mit den Armen, genau in derselben Weise, wie wir es schon beim Brillenbären gesehen haben.

Schliesslich bleiben noch die Ausdruckerscheinungen zu erwähnen. Im Auftritt legte B die Ohren eng nach hinten an den Kopf (dieser wurde weit nach vorne gestreckt) und öffnete die eher nach oben gerichtete Schnauze halb, ohne dass die Zähne sichtbar waren. Auf diese Weise kam es zu einer ganz eigenartigen Umrissveränderung, die entfernt an das Drohgebaren einer Kobra erinnerte (Tafel I, Abb. 2).

Bei Begegnungen von Bären im allgemeinen, bei Betrachtung der 12 Begegnungsprotokolle, fällt auf, dass das Markierungsverhalten (ausser bei *Thalarcos maritimus*) von primärer Bedeutung in der Umwelt dieser Raubtiere ist. Es bleibt die Tatsache zu bedenken, dass von zwei immerhin recht verschiedenen Arten die Weibchen ein ziemlich identisches Verhalten gezeigt haben, das mit seinen Begleiterscheinungen und den ausgelösten Reaktionen beim ♂ einem Markieren sehr nahe kommt.

Der mimische Ausdruck beschränkt sich fast völlig auf die Stellungen der Ohren. Ausgedehnte Kommunikationsmöglichkeiten besitzen die Bären in ihren lautlichen Äusserungen.

5. Fuchs (*Vulpes vulpes*) Protokoll 191:

E.Beg. A: 2 ♂, 1 ♀. B: 1 ♀. Z.G.B. 29.4.1953. 1035 h. Bemerkungen: Das 1. ♂ A befindet sich im Auslauf, das 2. ♂ A im Innenkäfig, das ♀ A in einer Kiste im Auslauf. B kommt aus dem Innenkäfig in den Auslauf hinaus.

Gleich nach dem Herausspringen von B geht das 1. ♂ A auf B zu und beriecht das niederkauernde ♀ sofort am Rücken. B macht sich dabei ganz flach, die Ohren sind nach hinten gelegt, der Schwanz liegt auf dem Boden auf. B verhält sich passiv.

1036 B springt auf und flieht vor dem ♂.

1037 Dasselbe ♂ verfolgt B, beriecht sie abermals am selben Ort.

1038 Das 1. ♂ A kotet.

1039 Das 1. ♂ A sitzt vorne am Wassergraben, bellt plötzlich laut auf (Motiv unbekannt).

1040 Das 2. ♂ A kommt heraus, kotet gleich vor der Türe. B springt auf sein Erscheinen in den Wassergraben und schwimmt.

1042 B geht an Land, springt auf eine niedere Felsplatte und legt sich nieder. Beide A sitzen vorne am Graben, das ♀ A hat sich noch nicht gezeigt.

1114 Das 1. ♂ A springt nach ein paar Runden Laufen zu B auf die Platte: nasonasales Beschnupern. B hat dabei das Maul leicht aufgesperrt, die Ohren sind diesmal nach vorne gerichtet, der Schwanz leicht nach unten gebogen (Normalhaltung). A hingegen hat das Maul geschlossen, die Ohren zeigen eine leichte Rückwärtstendenz.

1116 Nachdem sich das 1. ♂ A von B entfernt hat, geht es in die Kiste vom ♀ A, kommt aber gleich wieder hinaus.

1121 Das 1. ♂ A springt wieder zu B hinauf: gleiche Beschnupperung. Das 2. ♂ A bleibt am Graben vorne. Es schaut oft nach B, wagt aber anscheinend nicht, zu B zu gehen. Das ♀ A kam nie aus der Kiste.

Diskussion: Die Reaktion als solche entspricht durchaus dem Verhalten von Hundeartigen in der Begegnungssituation, nicht aber die Körperstelle, die vom ♂ am ♀ berochen wurde. Anlässlich einer Begegnung zwischen 2 Füchsen beobachtete SEITZ (1950), wie das ♂ dem ♀ an der Viole schnupperte, worauf das ♀ durch Krümmen des Rückens den Hinterteil dem Rüden entzog. SEITZ beschreibt folgende Verhaltensweisen, die für Begegnungen spezifisch gehalten werden können: Sich ducken, Sichwälzen, Schwanzwedeln, Begrüßungsgesicht (Ohren angelegt, Augen zugekniffen), Winseln, Kreischen, Hecheln. Das auch vom Hund bekannte Begrüßungsgesicht konnte hier nicht vollständig ermittelt werden, da z.B. die Augen der Tiere auf die Entfernung nicht zu sehen waren.

Als eine Art von Markierungsverhalten in der gespannten Situation kann das Koten der beiden ♂ angesehen werden.

5a) Wolf (*Canis lupus*) Protokoll 429:

E.Beg. A: 1 ♀, 1 ♂. B: 1 ♀. 28.12.1954. 0910 h. Z.G.B. Bemerkungen: Im Verlaufe der Angewöhnung des ♀ A an das ursprüngliche Paar A (hier ♂ A und ♀ B) wurden zuerst das ♂ und das neue ♀ zusammengebracht. (21.12.1954). Nun wird versucht, das ♀ des ♂ A (hier ♀ B) in Anwesenheit des ♂ ebenfalls mit dem neuen ♀ zusammenzulassen. Seit dem 21.12.1954 lebten das ♂ und das neue ♀ beisammen, das ♀ B allein. Das ♀ A ist jung-erwachsen.

Nach dem Öffnen der Türe läuft B sofort auf die zwei A zu, blickt sie jedoch kaum an. Das ♀ A beriecht kurz die Nase des ♀ B (Ohren von A leicht zurück). Dieses erwidert nur schwach. Gleichzeitig beschnuppert das ♂ eingehend die Genitalpartie von B, ohne dass B darauf reagiert.

0911 Das ♀ B uriniert. Hinterher kontrollieren beide A zugleich diese Stelle genau.

0913 B trabt im Gehege umher. Das ♀ A springt nach, fasst B spielerisch an den Halszotten und am Genick. B wehrt nicht.

0916 Das ♀ A beißt etwas stärker zu, worauf B drohend die Zähne entblösst (Tafel II, Abb. 1). A sträubt leicht die Nackenhaare. B sucht keinen Kontakt mit den A, trabt im Kreis herum. Wenn das ♀ A wiederum spielerisch zupacken will, droht B jedesmal (ohne Knurren). Das ♂ hat sich in eine Ecke gelegt.

0921 B kotet. Das ♀ A kontrolliert sogleich.

0929 B harnt. Noch während der Handlung kontrolliert das ♀ A. Anschliessend beschnuppert es den Rücken von B, dann den Hals und die Brust, zuletzt den Bauch und von dort aus das Genitale. Hierbei trägt das ♀ A seinen Schwanz leicht erhoben, während derjenige von B etwas eingeknickt ist (Tafel II, Abb. 2).

0933 B schnuppert an einem Knochen. Sofort kommt das ♀ A herbei (mit leicht erhobenem Schwanz), beriecht ebenfalls.

0938 B reibt Nacken und Rücken an einer Stelle, die es vorher schon mehrfach berochen hatte. Das ♀ A riecht sofort auch.

0941 Das ♀ A begibt sich zum liegenden Rüden, beschnuppert ihn nasal. Dabei blickt es ständig nach dem ♀ B, um zu erfahren, wie das angestammte ♀ auf diese Besitzdemonstration reagiert. B sucht jedoch keinen Kontakt.

D i s k u s s i o n: Nach einer von den Tieren A sofort eingeleiteten spezifischen olfaktorischen Kontrolle des ♀ B (♂ n-g, ♀ n-n), die von B kaum erwidert wurde, zeigte es sich, dass B kein Bedürfnis nach sozialer Aktivität aufwies. Die spielerischen Annäherungen des ♀ A wurden erst geduldet, dann abgewiesen. Das ♀ A hingegen benützte jede sich bietende Gelegenheit, die eigene Aktivität zu demonstrieren. Sofort B Interesse für ein Objekt oder einen bestimmten Punkt im Raum sehen liess, eilte das ständig beobachtende ♀ A herausfordernd herbei, um zu kontrollieren und B eventuell dazu zu veranlassen, entweder das Objekt zu verteidigen oder sich zurückzuziehen, kurz eine soziale Rolle zu spielen. Das ♂ wurde vom ♀ A sozusagen als sein Besitz demonstrativ begrüsst und seine Beziehungen zu demselben herausfordernd zur Schau gestellt.

6. Braune Hyäne (*Hyaena brunnea*) Protokoll 147:

W.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 26.2.1953. 1014 h. Bemerkungen: 2. Versuch, die Tiere aneinander zu gewöhnen. Der 1. Versuch, am 23.11.1950 scheiterte wegen Unverträglichkeit des ♀.

Nach dem Eintritt von B stehen sich die Tiere auf einer Distanz von 4 m gegenüber. Beide haben die Nackenmähne maximal aufgerichtet, die Ohren sind bei beiden nach vorne gestellt. Nach ca 10 Sekunden legen sich beidseitig die Haare wieder glatt an den Körper an. Die Stellung der Ohren verändert sich ebenfalls: sie werden bei beiden Tieren etwas seitwärts nach hinten gerichtet.

1015 A greift plötzlich leicht an, es erfolgt ein kurzes gegenseitiges Schnappen.

Gleich darauf zieht sich A wieder zurück und fällt am Gitter vorne in eine, auch sonst öfters ausgeübte Stereotypie, nur dass diese nun sehr hastig ausgeführt wird. Unter- dessen beriecht B den Boden (Kot von A) und die Wände.

1024 B kotet. Beide Tiere achten auf das Einhalten einer Distanz von 3-4 m. Sie schauen sich selten direkt an.

1026 B markiert am Türpfosten, d.h. genau an der Stelle, die seinem Markierungsort in seinem eigenen (sehr ähnlichen) Käfig entspricht.

1028 B legt sich hin, beleckt kurz den Penis.

1030 A geht in einer Distanz von 3 m an B vorbei, nähert sich dem Türpfosten und beriecht eingehend die eben angebrachte Marke von B.

1032 B erhebt sich, beriecht ebenfalls die Marke. Hierauf legen sich beide Tiere hin (Distanz ca 4 m).

1054 B markiert an derselben Stelle, legt sich anschliessend wieder hin.

1120 B beschnuppert seine Marke.

1127 B verkürzt die Distanz zwischen ihm und A auf ca 2 m.

1137 A kommt plötzlich auf B zu, beriecht B kurz anal. B duckt sich dabei etwas nieder, legt die Ohren zurück und entblösst die Zähne. Darauf geht A in eine Drohestellung über, sodass B förmlich einknickt und auf die Karpalgelenke fällt. Sein Schwanz ist zwischen die Hinterbeine geklemmt. Doch A entfernt sich wieder.

1141 A fällt am Gitter in ihre Stereotypie.

Diskussion: Diese Reaktion der Tiere aufeinander zeigt eine Relation zum Begegnungsverhalten der Felidae: primäre Bedeutung der indirekten Merkmale des Territoriums und derjenigen des Artgenossen im Territorium. Anders als zB. beim Leopard war hier das Markierungsverhalten. Bezeichnenderweise brachte das ♂ die Marke an der Stelle an, die dem üblichen Markierungsort in seinem beinahe identischen Käfig entsprach. Kurze Zeit nach dem Anbringen der Marke (4 Minuten) fiel dem ♀ die weiss-leuchtende, optisch sehr wirksame Paste auf (vergl. HOLZAPPEL 1939 und HEDIGER 1949).

Auch bei *Hyaena* wurden bei Unsicherheit die Ohren zurückgelegt, nur im ersten Affekt, zusammen mit dem Aufrichten der grossen Nackenmähen, waren sie für einen kurzen, prüfenden Moment nach vorne gerichtet. Das ♂ kotete nach 10 Minuten.

7. Leopard (*Panthera pardus*) Protokoll 150:

E.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 26.1.1953. 0839 h. Bemerkungen: B wurde für diese Begegnung vorübergehend von einem ♀ getrennt. A ist jung-erwachsen (ca 2-3 Jahre alt), seit einjährig nie mit einem erwachsenen Leopard zusammen gewesen. Vom 3.1.1953 an war zwischen den Käfigen der beiden Tiere ein Gitterschieber angebracht. A liegt auf dem Wandbrett (120 cm über dem Boden), B kommt zur Türe herein.

B kommt gleich nach dem Hochziehen des Schiebers durch die Türe, senkt sofort den Kopf und beriecht den Boden nach der Schwelle. A faucht, legt die Ohren an den Kopf, bleibt aber liegen. B wirft nur kurze Blicke nach A, beriecht den Türpfosten.

0842 B wälzt sich auf der eingangs beschnupperten Stelle am Boden. A schaut nach B, die Schwanzspitze bewegt sich leicht.

0846 B steht am Brettrand auf und schlägt mit der Tatze nach A. Gleich darauf springt B auf das Wandbrett, A greift B sogleich an, beide kollern ineinander verkrallt zu Boden.

0847 B lässt von A ab, B springt auf das Brett, doch sofort wieder herunter. A legt sich wieder auf ihr Wandbrett. Wenn B nach A hinsieht, legt A die Ohren zurück, stellt die Vibrissen nach vorn und faucht. Daraufhin legt B seine Ohren ebenfalls zurück.

0848 B scharrt mit den Hinterbeinen am Boden.

0850 B steht am Wandbrett auf, reibt die Wange an der Kante („Köpfchengeben“?).

0853 B springt abermals auf das Brett, A greift an, B geht auf den Boden zurück. Danach bleiben die Tiere ruhig bis 0921. Sie blicken einander selten direkt an.

0922 B beriecht mit erhobenem Schwanz denselben Türpfosten, dreht sich um und spritzt an die Türe, den Schwanz zitternd erhoben.

0924, 0926 B spritzt an die Türe.

0929 B spielt mit einer hölzernen Kegelkugel.

0931, 0933 B spritzt an die Türe.

0935 B wird in seinen Käfig zurückgelassen.

8. Leopard (*Panthera pardus*) Protokoll 151:

Wiederbegegnung. 2. Begegnung derselben Tiere der Protokolldarstellung 7 (siehe oben). 27.1.1953. 0840 h.

A liegt auf dem Wandbrett und faucht, als B hereinkommt. B beriecht den Boden, schaut nur mit Seitenblicken nach A.

0841 B leckt Harn von A vom Boden auf.

0844 B harnt an diese Stelle regulär.

0845 B reibt die Wangen an der Kegelkugel. Danach spritzt B über die Kugel an die Wand. Wenn B nach A blickt, legt A die Ohren zurück und faucht.

0847, 0851, 0853 B spritzt unter das Wandbrett an die Wand.

0854 A räkelt sich auf anscheinend brünfuge Weise auf dem Brett.

0855 B reibt den Kopf an der Unterseite des Brettes.

0856 B versucht, am Brettrand aufzustehen, worauf A faucht und spuckt. B zieht sich zurück, A grollt, die Schwanzspitze zuckt stark hin und her.

0859 B spritzt an den Türpfosten.

0900 B spritzt unter das Brett.

0901, 0902 B spritzt an den Türpfosten. Dazwischen geht B im Käfig umher. A grollt andauernd.

0907 B spritzt an die Kegelkugel, geht umher, mauzt einmal.

0911, 0912, 0913, B spritzt an die Kugel.

0917, 0918, 0920, 0922 B spritzt an den Türpfosten.

0924 B schnuppert am Boden, flehmt anschliessend vorne am Gitter.

0925 B spritzt an die Wand.

0927 B spritzt an den Türpfosten.

0929, 0930, 0931, 0933, 0936, 0937, 0940, 0942, 0944, 0946 B spritzt an die Kugel.

0947 B spritzt unter das Brett. Dabei blickt B sehr selten direkt nach dem ♀.

0958 B springt plötzlich auf das Brett. A jagt B jedoch durch einen Angriff hinunter. Darauf legt sich B vorne am Gitter hin, den Rücken gegen A gekehrt.

Diskussion: In beiden Fällen war die Reaktion gleich ausgeprägt und unmittelbar. Das ♂ zeigte eine unbestimmte Annäherungstendenz, die vermutlich keine direkte olfaktorische Kontrolle zum Ziele hatte. In 5 Protokollen war eine naso-nasale Begrüssung nur in einem Fall zu verzeichnen

(Protokoll 382), wobei es sich aber um eine Wiederbegegnung bekannter Tiere handelte. Auch direkte Kontrolle in Form von naso-genitaler Beschnupperung ereignete sich im Protokoll 382, doch kann als Regel festgehalten werden, dass als primäre Reaktion bei den Feliden die optische und die indirekte, olfaktorische Kontrolle vorherrschen. Neben den hier dargestellten Protokollen war dies in den Protokollen 189 und 397 (*Panthera pardus*), sowie in 4 weiteren Feliden-Begegnungen der Fall (vergl. Tabelle I).

Besonders stark äusserten sich hier die indirekte Kontrolle, vor allem aber das intensive Markierungsverhalten des ♂. Bei der ersten Begegnung harnte das ♂ innert 11 Minuten 5 mal zu Markierungszwecken, bei der zweiten Begegnung innert 63 Minuten 29 mal zum selben Zweck und einmal regulär. Sein Verhalten erinnerte durchaus an das Harnzeremoniell von Hundeartigen (UEKKÜLL und SARRIS 1931).

Mimisch interessant waren vor allem die Ohren, die Vibrissen und der Schwanz: Bei Abwehrtendenz, bzw. Wut (-fauchen) wurden die Ohren schwach, bzw. sehr stark nach hinten gelegt, die Schnurrhaare aber nach vorne gerichtet. In der gespannten Situation bewegte sich die Schwanzspitze oft in kleinen Kreisen oder seitlich, doch schien mir der Vorgang nicht so zwingend, wie beispielsweise das Zurücklegen der Ohren. BOPP (1954) beschreibt eingehend die Vielfalt der verschiedenen Weisen der individuellen Schwanzhaltung bei *Panthera pardus*.

9. Kalifornischer Seelöwe (*Zalophus californianus*) Pr. 5:

E.Beg. A: 1 Paar. B: 1 Paar. Z.G.B. 6.12.1951. 0929 h. Bemerkungen: Seit dem 5.12.1951 trennt ein Gitterschieber die Innenkäfige. Heute werden die Tiere zum ersten Mal im grossen Bassin zusammengelassen. Die Tiere B sind etwas jünger und kleiner als die A.

Das ♂ A beriecht sofort das ♂ B, anschliessend gleich das ♀ B naso-nasal, und zwar so, dass das ♂ A deutlich der aktive Teil bei den zwei Beschnupperungen ist. Die Tiere befinden sich dabei im seichten Wasser, stehen also. Es findet ferner ein längeres Beschnüffeln mit hundeartigem Stossen gegen die Schnauzen statt, die Vibrissen sind dabei steil nach vorne gerichtet.

0933 Sämtliche Tiere begeben sich ins tiefe Wasser.

0934 Das ♀ A beriecht das ♀ B schwimmend naso-genital. Das ♂ A sucht immer von neuem die Tiere B auf, stösst sie während des Schwimmens an die Schnauze.

0937 Das ♂ A reibt die Wange und den Nacken an einer Felszacke am Ufer. Beide Tiere B gehen abwechselnd ans Ufer, reiben Nase, Wangen und Nacken an verschiedenen Orten der Uferpartie. Dazwischen werden die einzelnen Felsen immer wieder von den Tieren berochen.

Diskussion: Auch hier findet sich eine sofortige Reaktion in Form einer naso-nasalen Beschnupperung. Eine einzige naso-genitale Beschnupperung bemerkte ich zwischen den beiden ♀ ♀. Als Ausdrucksorgane kamen

vor allem die Vibrissen in Betracht, Ohren und Schwanz wiesen als weitgehende Rudimente kaum derartige Funktionen auf. Nur die Ohren wurden bei Beschnupperungen zuweilen rasch bewegt.

Das sehr auffällige Reiben der Wangen- und Nackenpartien an den Felsen können Hinweise auf ein noch nicht näher bekanntes Markierungsverhalten darstellen.

Zusammenfassung I: Raubtiere.

1. Das Verhalten gegenüber dem Individuum.

a) Die direkte Kontrolle — Wo eine direkte Kontrolle erfolgte, sei es primär oder sekundär, spielte sie sich grösstenteils als naso-nasale Beschnupperung ab. Die eigentliche Kontaktnahme geschah also in den meisten Fällen auf olfaktorischem Weg. Vor allem bei den Felidae stellt der optische Kontakt (hauptsächlich bei Erstbegegnungen) einen wichtigen und auffälligen Punkt im Begegnungsverhalten dar. Nur zwischen ♀ ♀ und bei Wiederbegegnungen nach kurzer Trennung konnte olfaktorische Kontaktnahme notiert werden. Anlässlich von Paarbildungen beherrschte die Kontrolle der Veränderungen im Territorium für längere Zeit das Verhalten der ♂ ♂.

b) Die Ohren — Die Ausbildung der Ohren zur Schallokalisation und -wahrnehmung als Organe mit Ausdrucksfunktion erscheint bei Gesamtbeachtung der Raubtiere sehr unterschiedlich. Sie schwankt zwischen extrem ausgebildeten Ausdrucksorganen (zB. Canidae) und Organen, die für eine Ausdrucksfunktion kaum in Frage kommen (zB. Pinnipedia). Um den Unterschied etwas deutlicher darzustellen, wollen wir das Zurücklegen der Ohren etwas näher betrachten. Das Verschwinden der Ohren von der Kopfkontur (Zusammen- und Nachhintenfalten der Ohren) kann bei Caniden sowohl Drohung als auch kontakthwillige Annäherung bedeuten, beides u.U. mit einer leichten Unsicherheit verbunden. Dieselbe Gebärde heisst jedoch bei den Feliden ausschliesslich Abneigung gegen Kontaktnahme (vergl. auch SCHENKEL 1947).

Das Drohverhalten von Feliden scheint durch die extreme Lage der Ohren, zusammen mit den übrigen Ausdruckserscheinungen (Fauchen, Haarsträuben, Aufrichten der Vibrissen, seitliches Schwanzschlagen etc.) ausserordentlich drastisch und leicht erkennbar (HEDIGER 1934). Trotzdem stehen die Ausdrucksmöglichkeiten der Katzenartigen, was ihre Nuanciertheit betrifft, hinter denjenigen der Caniden zurück (MENZEL 1948).

c) Der Schwanz — Eine ausgesprochene Ausdrucksfunktion kommt dem Schwanz wiederum nur in besonderem Masse bei den Caniden zu (SCHENKEL

1947). Immerhin können auch bei den Feliden gewisse Beziehungen unter weitgehender Beteiligung des Schwanzes aufgenommen werden, nur handelt es sich dabei grösstenteils nicht um einen optischen Darstellungswert des Schwanzes, sondern er gewinnt hier eine bestimmte taktile Bedeutung zur Herstellung eines Körperkontaktes: Schwanzschlagen als Abwehr gegen genitale Beschnupperung, Schwanzzärtlichkeit, vor allem in der geschlechtlichen Annäherung, Kontaktherstellung bei Erstbegegnungen durch leichtes Schwanzspitzen-Tupfen (*Felis concolor*, Protokoll 107). BOPP (1954) beschreibt neun verschiedene individuelle Schwanztragarten bei *Panthera pardus*. Während des Markierungsaktes zeigen die Feliden ferner eine weitere Eigentümlichkeit der Schwanzhaltung. Der Schwanz wird schon während der Vorbereitung (Beriechen der Markierungsstelle) völlig senkrecht gestreckt gehalten. Beim Markieren selbst wird er in eine zitternde Bewegung versetzt, die mit der Beendigung des Harnspritzens aufhört. Ich stellte dieses Zittern bei folgenden Feliden regelmässig fest: *Panthera pardus*, *Panthera tigris*, *Felis serval* und Hauskatze.

d) Schnurrhaare (Vibrissen) — Stellungsveränderungen der Schnurrhaare konnten bei Feliden und Otariiden (*Zalophus*) beobachtet werden. Seelöwen berochen sich bei einer Erstbegegnung spontan naso-nasal, wobei sie die Vibrissen steil nach vorne richteten. Das Abwehrfauchen der Feliden ist stets mit einem Nachvornstellen der Schnurrhaare verbunden.

2. Raumbezogenheit des Verhaltens.

a) Die indirekte Kontrolle — In vielen Fällen (vergl. Tabelle I) beherrschte das Verhalten am und im Territorium die ersten Reaktionen einer Begegnung. Dieses Verhalten bestand aus der indirekten Kontrolle, d.h. der Feststellung der Merkmale der neuen Artgenossen im Raum und der Kontrolle der spezifischen Markierungsstellen mit anschliessendem Markieren. Aus der tabellarischen Uebersicht geht u.a. hervor, dass stets dann, wenn ein ♂ in den Raum eines artgleichen ♀ gelassen wurde, die direkte Kontrolle ausblieb oder erst an zweiter Stelle erfolgte. Diese Tatsache deutet auf eine Ueberlagerung der betreffenden Funktionskreise hin, welche die persönliche, (direkte), Begegnung mit dem Individuum als zunächst nebensächliche Handlung erscheinen lässt.

b) Das Markieren — Im ganzen gesehen scheint das Markierungsverhalten der Raubtiere bei Begegnungen nicht an eine bestimmte Situation gebunden zu sein (also z.B.: Markieren nur bei B = ♂). Bei Tieren, die normalerweise häufig markieren, ist in der Regel auch bei Begegnungen irgend-

welcher Kategorie eine grössere Tendenz zum Erneuern der Marke vorhanden. In gewissen Fällen kann aber das Markierungsverhalten geradezu groteske Ausmasse annehmen, wie wir es z.B. bei *Panthera pardus* in der Begegnungssituation gesehen haben.

Somit halten wir fest, dass die Raubtiere grösstenteils olfaktorische Beziehungen aufnehmen, dass aber z.B. bei den Feliden deutliche Ansätze zur optischen (höheren) Kontaktnahme zu bestehen scheinen.

Ausgesprochen gerichtete Ausdruckshandlungen im Sinne von SCHENKEL (1947) sind unter den höheren Raubtieren eigentlich nur bei den Caniden anzutreffen (vergl. Begegnung zwischen Wölfen, Seite 18).

TABELLE I.

Primärreaktionen von Raubtieren

ART	A	B	bekannt oder unbek.	1. Reaktion		Kontaktweise			
				Kontrolle	Markieren	Kontakt	wer an wen	Zeit in Min.	Protokoll No.
<i>Panthera pardus</i>	♀	♂	unb.	ind.	+	n—g	A→B	57	382
<i>Panthera pardus</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	—	—	—	150
<i>Panthera pardus</i>	♀	♀	unb.	dir.	—	n—g	A→B	21	189
<i>Panthera pardus</i>	♀	♀	unb.	dir.	—	n—n	gegs.	1	382
<i>Panthera tigris</i>	♀	♂	unb.	ind.	—	—	—	—	10
<i>Felis concolor</i>	♀	♂	unb.	ind.	—	—	—	—	107
<i>Felis lybica</i>	♂	♀	unb.	ind.	—	—	—	—	216
<i>Hyaena brunnea</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	n—a	♀→♂	83	147
<i>Ursus arctos</i>	♂	♀	bek.	dir.	+	n—n	gegs.	4	163
<i>Tremarctos ornatus</i>	♂	♀	unb.	ind.	+	n—n	gegs.	2	144
<i>Gulo gulo</i>	♂	♀	unb.	dir.	+	n—g	♂→♀	3	187
<i>Lutreola vison</i>	♂	♀	bek.	—	—	—	Paar.	1	158
<i>Putorius putorius</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—n	gegs.	22	16
<i>Canis lupus</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—g	♂→♀	7	428
<i>Canis lupus</i>	♀	♀	unb.	dir.	—	n—n	A→B	1	429
<i>Vulpes vulpes</i>	♂	♀	unb.	dir.	+	n—d	♂→♀	1	191
<i>Zalophus californ.</i>	♂	♀	unb.	dir.	+	n—n	♂→♀	1	5

E. Subungulata.

1. Klippschliefer (*Procavia capensis*) Protokoll 317:

E.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂, 1 ♀. Z.G.B. 26.8.1953. 1506 h. Bemerkungen: Das Paar B ist viel jünger als A, ca um die Hälfte kleiner.

A schaut aus ca 3 m Entfernung nach dem Schlupfloch, als die beiden B in den

Auslauf hinaus kommen. A bleibt unbeweglich, die B gehen anfänglich ein paar Mal ein und aus, beriechen die Umgebung des Ausschlupfes.

1516 A verlässt den Platz.

1517 A beschnuppert eines der B (die nicht unterschieden werden können) an der Nase: kurzes gegenseitiges Berühren der Nasen, dann dreht sich B ab. A riecht jedoch noch kurz am Rücken des davoneilenden B.

1518 Beide B gehen im Gehege umher, beschnuppern alles. Sie stossen eine Art Zwitschern aus (ähnlich wie Mäuse), auch wenn sie viele Meter von einander entfernt sind.

1521 Ein B nähert sich A von hinten, versucht A am Rücken zu beriechen. A wirft jedoch den Kopf nach hinten, verjagt B durch seitliches Schlagen mit dem Kopf, ohne aber zu beißen.

1528 A reibt die Wange an einem Felsstück, in der Nähe eines der B (45 cm).

Diskussion: Während 10 Minuten zeigten diese ausgesprochenen Kontakttiere keinerlei Reaktion aufeinander, ja auch an der darauffolgenden Beschnupperung schienen sie nur geringes Interesse zu haben. Olfaktorische Bedeutung hatte in geringem Masse die Dorsaldrüse.

Auf Grund von markierungsähnlichem Verhalten (Reiben der Wange an einem vorstehenden Felsen) untersuchte ich *Procavia* auf eine Exkretdrüse in der Wangengegend. Bei 3 Präparaten und 2 lebenden Exemplaren (bei den lebenden Stücken handelte es sich um die Tiere B) konnte ich ausser einer einheitlichen Sinnesborste an jener Stelle nichts derartiges bemerken. Da sich Klippschliefer in den zwei anderen protokollierten Begegnungen (Protokolle 1 und 7) primär an der Wange berochen, lag die Vermutung nahe, dass sich an dieser Stelle eine der Dorsaldrüse analoge Schläfendrüse (oder Wangendrüse) befinden könnte.

2. Afrikanischer Elefant (*Loxodonta africana*) Protokoll 353:

E.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀. B: 1 ♀. Z.G.B. 9.10.1953. 0728 h. Bemerkungen: Beide A sind ca 3 Jahre alt, mit schwach sichtbaren Stosszähnen. B ist ungefähr 4 Jahre alt, so gross wie das ♀ A, doch mit gut sichtbaren Zähnen. B wird zwischen die beiden A geführt, die lose angekettet sind. Links und rechts von A befindet sich noch je ein afrikanischer Elefant, ebenfalls angekettet. Die Tiere haben jedoch etwas Spielraum.

Das ♂ A stellt leicht die Ohren auf, als B hereingeführt wird, streckt den Rüssel aus und beriecht B tastend am rechten Vorderfuss, dann an Brust und Unterkiefer, am Maul (Zähne) und schliesslich an der Anal-Genital-Region. B lässt die Beschnupperung ohne Erwiderung über sich ergehen, die Ohren etwas vom Körper gehoben.

0729 Das ♀ A vollzieht die Beschnupperung in genau derselben Reihenfolge an B wie vorhin das ♂. Dauer ca 1 Minute.

0730 Das ♀ A kotet und harnt gleichzeitig. Das ♂ A setzt seine Betastung fort, vor allem die der Stosszähne.

0734 B hebt den Rüssel hoch, boxt mit den Stosszähnen gegen den Rüsselansatz vom ♂ A. A weicht zurück.

0735 Es wird Heu gebracht. B frisst sofort davon, ebenso die anderen Tiere.

0738 B boxt gegen den Rücken des ♂ A, ohne diesmal den Rüssel hochzuheben, also nur mit der Stirne.

0742 Gegenseitiges Rüsseltasten der beiden ♀♀: ♀ A fährt mit dem Rüsselende B

ins Maul, B erwiedert, sodass schliesslich jedes ♀ das Rüsselende im Maul des andern hat.

Diskussion: Die Reaktion der Elefanten war eine unmittelbare. Höchst eigenartig mutete das Betasten der beiden A an B an, das leider nicht anhand von weiteren Beispielen geprüft werden konnte. Die eindruckliche, identische Reihenfolge wurde zum Vergleich mit dem Verhalten anderer Huftiere im Schema dargestellt (Abb. 2).

SCHNEIDER (1930) berichtet über *Elephas maximus*: „Aufgefallen ist mir, dass sich Elefanten, die sich erstmalig oder nach längerer Trennung wieder begegnen, sich mit dem Rüsselende nicht nur an Geschlechtsteil und Maul fahren, sondern jenes bei den 'Umarmungen' zuweilen auch an die Backenseiten setzten.“

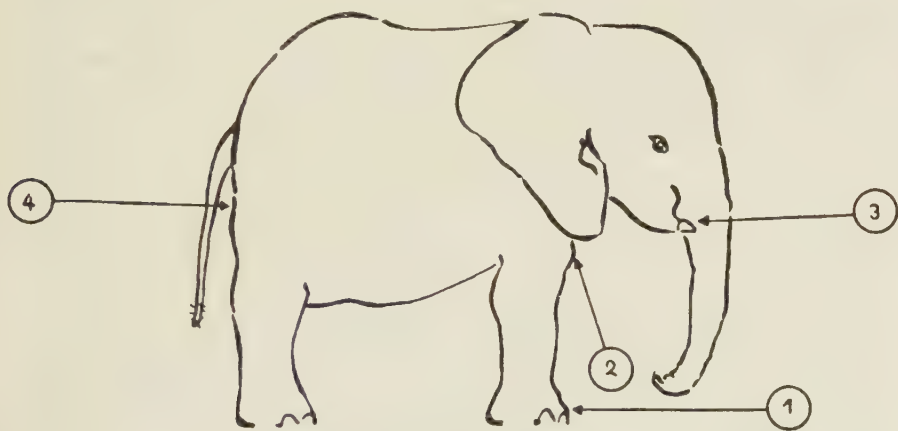


Abb. 2. *Loxodonta africana*. Schematische Darstellung der Beschnupperungsstellen von zwei Tieren (♂ und ♀) an einem erstbegegneten ♀. Die Punkte stellen die Reihenfolge der kontrollierten Körperstellen dar (2 identische Reihenfolgen).

Häufig konnte beim indischen Elefanten auch Einführen des Rüssels in den Mastdarm festgestellt werden (SCHNEIDER 1930), doch zeigte *Loxodonta* kein derartiges Verhalten. Bezeichnend war das Koten und Harnlassen des schwächsten Tieres der Gruppe (♀ A). Diese Reaktion kann zB. durch Erschrecken der Elefanten schlagartig ausgelöst werden.

Die Ohren, die ebenfalls bei Schreck, stark nach vorne gestellt werden, zeigten nur schwache Veränderungen der Stellungen.

F. Artiodactyla.

1. Zwergflusspferd (*Choeropsis liberiensis*) Protokoll 171:

E.Beg. A: 1 ♂, B: 1 ♀ Z.G.B. 21.3.1953. 1115 h. Bemerkungen: Das ca 3-jährige ♀ wird in den Käfig des ♂ A (voll ausgewachsen) gebracht.

Als A in seinem Käfig B erblickt, reisst A das Maul weit auf, brüllt und geht auf B zu. B dreht die Hinterseite gegen das M. Als sich nun A nähert, beginnt B mit den Hinterbeinen auf und ab zu treten, harnt leicht und vollführt mit dem Schwanz ruckartige Bewegungen nach beiden Seiten, sodass der Harn seitwärts versprüht wird. A beriecht die Tropfen auf dem Boden und an der Wand, ohne B vorerst zu beschnupern.

1116 A wendet sich ab, B hört auf zu treten, beriecht ebenfalls die Wand.

1117 B geht ins Wasserbecken.

1119 A steht am Beckenrand. B streckt den Kopf aus dem Wasser, versucht das Maul von A zu beriechen, worauf A jedoch sein Maul aufreisst und schnaubt.

1120 A geht umher, beriecht den Käfig.

1126 A markiert.

1128 Gegenseitige naso-nasale Beschnupperung am Beckenrand (B immer noch im Wasser).

1129 A schachtet aus, geht in voller Erektion hin und her.

1132 A reisst das Maul zweimal maximal auf (viel grösserer Winkel als bei der gleichen Bewegung zB. während des Bettelns).

1136 A beginnt ins Wasser zu gehen, da hebt B das Hinterteil mit einem Ruck aus dem Wasser empor, tritt auf und ab und macht abermals die erwähnten Schwanzbewegungen. A beschnuppert kurz die Genitalgegend von B, B dreht sich um und es erfolgt eine gegenseitige naso-nasale Berührung. A öffnet anschliessend das Maul zweimal sehr weit.

1142 A springt in das undurchsichtige Wasser, taucht gleich unter. B taucht ebenfalls.

1143 A taucht wieder auf, geht an Land. B bleibt im Wasser.

Diskussion: Bekanntlich werden beim Zwergflusspferd im männlichen Geschlecht Kot und Harn zu Markierungszwecken mittels des beborsteten Schwanzes in die Luft geschleudert und weit herum verteilt (HEDIGER 1944). Bei dieser Begegnung stellte ich den analogen Vorgang auch beim ♀ fest: es vollführte mit dem Schwanz langsame, ruckartige Halbkreisbewegungen, die offenbar dazu dienten, den zu gleicher Zeit spritzweise abgegebenen Harn zu verteilen. Im Gegensatz zum männlichen Tier wurde hier nicht der Raum völlig mit Duftstoffen imprägniert, sondern das ganze Verhalten erscheint, wie oft auch beim ♂ als ein gerichteter Vorgang, eine Zweckhandlung mit einem bestimmten Anteil an Ausdruckswert¹⁾. Der Zweck war anscheinend der, den duftgeladenen Harn (Brunft) in Anwesenheit eines ♂ möglichst demonstrativ zu verteilen. Das ♂ interessierte sich dann auch zuerst für die Tropfen in der Umgebung und nicht für das Genitale des ♀ selbst. Bei späteren Annäherungen des ♂, hob das ♀ bezeichnenderweise stets das Hinterteil aus dem Wasser empor und begann mit den Trampel- und Schwanzbewegungen, in ähnlicher Weise wie es HEDIGER (1951) beim männlichen Markierungsakt beschrieben hat.

Die mimischen Möglichkeiten der Ohren sind ihrer geringen Grösse

1) vergl. VERHEYEN (1954).

entsprechend gering. Ueber das eigenartige Maulaufreissen wird später noch zu berichten sein (Seiten 70, 75).

In einem weiteren Protokoll (136) war anlässlich einer Wiederbegegnung zwischen einem Paar ein Versuch des ♂ zur genitalen Kontrolle zu verzeichnen.

2. Wildschwein (*Sus scrofa*) Protokoll 401:

E.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 7.5.1954. 1638 h. Bemerkungen: B ist 1-jährig, ziemlich kleiner als das schon ältere ♀.

Als B vom Stall in den Auslauf gelassen wird, greift A, das ♂ aus einer Distanz von ca 12 m erblickend, sofort an: A rast mit gesenktem Kopf auf B zu, rammt B in die Seite, versucht B mit dem Rüssel zu unterfahren. B flieht ohne Verteidigung. Dank grösserer Wendigkeit kann B entkommen. B hat den Schwanz waagrecht nach hinten gestellt, die Ohren sind ganz zurückgelegt. Über dem Nacken und Rücken sind die Borsten gesträubt, ebenso über dem Kreuz (jedoch überall nur entlang der Wirbelsäule).

1640 B kotet. A hat die Verfolgung abgebrochen, begibt sich in eine Hütte.

1641 B kontrolliert das Gehege, schnüffelt überall am Boden, dreht Steine um, durchwühlt den Grund usw. Der Schwanz ist immer noch waagrecht hinausgestellt.

1643 B harnt.

1644 B kotet abermals, untersucht weiter das Gehege.

1706 B kommt vor der Hütte vorbei, in der A liegt. A schiesst heraus, greift B heftig an. B zeigt dasselbe Fluchtverhalten wie vorhin, kann entkommen. A geht wieder in die Hütte.

1719 B kotet.

Diskussion: Eine unmittelbare Reaktion auf den Artgenossen war festzustellen, doch erfolgte sie in Form eines Angriffes, ohne jedes Anzeichen für eine andersartige Kontaktaufnahme. Die Kontrolle des Territoriums durch das ♂ war sehr eingehend, Kot und Harn wurden jedoch diffus abgesetzt, sodass von einer eigentlichen Markierungstätigkeit in diesem Zusammenhang nicht gesprochen werden kann. Es ist anzunehmen, dass die Entleerungen durch den Erregungszustand des Tieres bedingt waren, der sich ausserdem noch durch das Aufrichten der Dorsal- und Sacralborsten manifestierte.

Regelmässigkeiten in der Ohrenstellung konnten nicht beobachtet werden, da sich die Tiere nie anders als durch Angriff und Flucht zu einander verhielten und dabei die Ohrenstellungen ständig wechselten.

3. Lama (*Lama glama*) Protokoll 159:

W.Beg. A: 6 ♀ ♀, 2 juv. ♂ ♂. B: 1 ♂. Z.G.B. 10.3.1953. 0805 h. Bemerkungen: Die beiden Jungtiere sind 5 bzw. 7 Monate alt. B wurde am 12.7.1952 von der Herde getrennt.

Beim Eintritt von B gehen all ♀ ♀ „niesend“ auf B zu, die Hälse lang ausgestreckt, die Ohren zurückgelegt, die Schwänze durchwegs steil aufgerichtet. Alle versuchen,

B am Kopf, vorwiegend an der Nase zu beriechen. B weicht jedoch aus, legt die Ohren nach hinten an den Kopf.

0806 B geht von der Gruppe der ♀♀ weg zur gemeinsamen Kotstelle, beschnuppert diese eingehend. Nach ca 30 Sekunden entfernt er sich wieder vom Kotplatz.

0807 B begibt sich wieder zur Kotstelle, beriecht sie nochmals.

0808 B beginnt selbst, aktiv die ♀♀ zu beriechen: vorwiegend nasal, an zweiter Stelle genital. Bei der naso-genitalen Beschnupperung schlagen die meisten ♀♀ aus.

0815 B rennt plötzlich mit weit vorgestrecktem Hals aus der Gruppe hinaus auf die Kotstelle zu, steht mit den Vorderfüßen hinein, tritt etwas darin, beschnüffelt den Kot während 2 Minuten. Zuweilen wühlt B auch mit der Nase etwas in dem Mist.

0818 B trabt wieder zur Gruppe zurück, beriecht viele Tiere an ganz bestimmten Körperstellen (Abb. 3).

0820 Von nun an vollführt B ständig Kaubewegungen, obwohl B inzwischen nichts

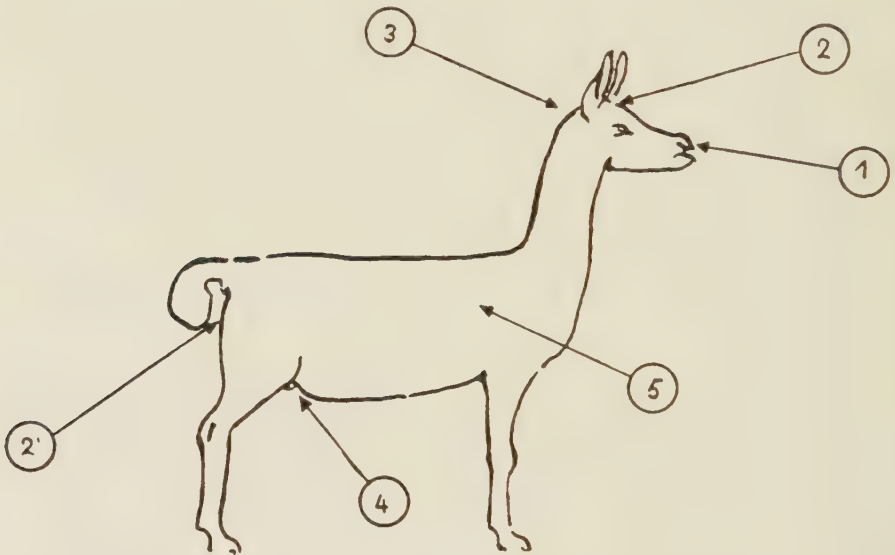


Abb. 3. *Lama glama*. Schematische Darstellung der Beschnupperungsstellen. Die Punkte sind nach der Häufigkeit der Beschnupperungen angeordnet. 2' = ♂ beriecht ♀. Die übrigen Punkte sind für beide Geschlechter gleich.

gefressen hat. Dabei wird die Nase eigentümlich verzogen, sodass die rote Innenseite der Oberlippe sichtbar wird. Die ♀♀ nähern sich B nur noch selten spontan. Wenn sie es tun, legen sie die Ohren nach hinten an den Kopf und ziehen die Oberlippe hoch, sodass die Zähne sichtbar werden, (vielleicht eine Art „Spuckbereitschaft“). Nähert sich ihnen B von hinten, so biegen sie schlangenartig den Kopf zurück und führen schnelle Kaubewegungen gegen B aus. Dabei haben sie wiederum die Ohren nach hinten an den Kopf gelegt. B trägt die Ohren meistens aufgerichtet.

Diskussion: Die ganze Herde reagierte sehr plötzlich und uniform, so dass B förmlich umdrängt wurde. B andererseits zeigte das unverkennbare Bedürfnis, zuerst die gemeinsame Kotstelle zu kontrollieren, ehe mit der

direkten Körperkontrolle der ♀ ♀ begonnen wurde. Wieder wurde die festgestellte Reihenfolge der Beschnupperungen im Schema festgehalten, wobei die Ergebnisse aus mehreren Protokollen zusammengefasst sind (Protokolle 55, 74, 92, 124, 159). Es ergaben sich dabei zwei verschiedene Reihenfolgen, eine weibliche am ♂ und umgekehrt.

Das Kauen der Lamas zeigte zwei getrennte Aspekte. Bei den von hinten angenäherten ♀ ♀ handelte es sich um ein typisches Warnkauen vor dem eigentlichen Spucken. Einerseits hat die Gebärde einen gewissen Ausdruckswert, gleichzeitig wird aber anscheinend dadurch das zum Spucken benötigte Material vorbereitet. Das ständige Kauen des ♂ andererseits stand mit seiner starken sexuellen Erregung in Beziehung.

Unterstrichen wurde das Vorherrschen der naso-genitalen Beschnupperung als primäre Kontrolle bei Begegnungen zwischen ♂ und ♀ durch die Resultate der Protokolle 55, 74, 92 und 124: Das ♂ beroch das ♀ genital, die ♀ ♀ kontrollierten jedoch naso-nasal, denn es handelte sich in allen Fällen um ein zur Herde zurückkommendes ♀.

4. *Vicunia* (*Lama vicunia*) Protokoll 193:

W.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 29.4.1953. 0920 h. Bemerkungen: A und B lebten früher in einem gemeinsamen Käfig. Sie wurden am 16.6.1952 getrennt.

B kommt gleich nach dem Hochziehen des Schiebers durch die Türe in den Auslauf hinaus, wo A ihm entgegen blickt. Doch B schaut nicht in der Richtung von A, sondern interessiert sich als erstes für die weitere Umgebung, für ein Guanako-♂ (*Lama huanacho*) im übernächsten Gehege und für Stummelohrschafe im Nachbargehege. Danach schnuppert B gehend am Boden.

0921 B riecht an der Kotstelle von A, flehmt, „niest“ (jedenfalls eine Art Spucken). A (daneben stehend) spuckt ebenfalls. B blickt auch jetzt noch nicht nach A, sondern setzt seinen Rundgang im Käfig fort.

0924 B ist wieder am Kotplatz, schnüffelt daran, tritt mit den Vorderfüßen darin herum. Anschliessend spuckt B wieder. A spuckt ebenfalls kurz. Oft führt A Kaubewegungen aus, hat beinahe ständig die Ohren völlig nach hinten an den Kopf gelegt und zuweilen den Schwanz steil aufgestellt.

0926 B rennt von der Kotstelle weg, den Kopf eigenartig auf den Boden gesenkt.

0927 B riecht am Kot, scharrt darin. Sodann beugt B den Kopf weit nach hinten über den Rücken und tritt dabei minutenlang mit den Vorderfüßen den Kot auf derselben Stelle.

0930 B geht über der Miststelle in Kotstellung, produziert aber nichts.

0931 B spuckt direkt nach A, worauf A zurückspuckt. Beide brüllen laut, A stärker als B.

0932 B kotet regulär auf die Stelle von A, entfernt sich ein paar Schritte. Sofort begibt sich A zum Kothaufen, beriecht den Kot, tritt dann mit den Vorderfüßen etwas darin herum. A entfernt sich wieder.

0933 B kommt und harnt unter Kaubewegungen über die Stelle. Gleich tritt A wieder darin herum. B geht im Gehege umher, beschnuppert eingehend den Boden.

0944 Gegenseitiges Anspucken unter lautem Brüllen während einer halben Minute. Beide Tiere haben dabei die Ohren eng nach hinten an den Kopf gelegt.

0950 B tritt etwas im Mist, kotet dann.

0954 B tritt im Mist, kotet ausgiebig.

0955 A begibt sich zum Kotplatz, riecht, tritt darin, ebenfalls unter Kaubewegungen. Die Ohren sind dabei stark nach hinten gelegt, der Schwanz erhoben.

0959 B tritt im Mist, harnt über die Stelle. A kommt sofort, riecht, trampelt darin herum.

Diskussion: Noch eindrücklicher als beim Lama war das (zeremoniellartige) Verhalten am gemeinsamen Kotplatz beim Vicunia. Während der ganzen Beobachtungszeit hat nicht ein einziger körpernaher Kontakt, keine einzige direkte Kontrolle stattgefunden. Die Tiere begegneten sich ausschliesslich über die Kotstelle. Innert 28 Minuten kotete das ♂ 3 mal und harnte 2 mal. Sozusagen nach jeder Entleerung nahm das ♀ den Platz des ♂ ein, um die Stelle zu kontrollieren und mit den Vorderfüssen zu bearbeiten. Offenbar handelte es sich um eine das ♀ extrem interessierende Art der Territoriumsmarkierung, die in der Begegnungssituation an die Stelle der direkten Kontrolle getreten ist.

Etwas weniger ausgeprägt war dieses Verhalten bei einer anderen Vicunia-Gruppe im Zürcher Zoo (Protokoll 406) unter ähnlichen Umständen. Jedoch liessen sich dieselben typischen Beziehungen zur Kotstelle festhalten. Bei keiner anderen Tierart konnte ich ein derart enges Verhältnis zu den indirekten Merkmalen des Partners feststellen (PILTERS, 1954).

5. Nilgau-Antilope (*Boselaphus tragocamelus*) Protokoll 98:

W.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 3.10.53 0950 h. Bemerkungen: Das Paar war vor 7 Monaten getrennt worden, lebte aber während dieser Zeit in aneinandergrenzenden Gehegen, die eine gemeinsame Gitterzwischenwand haben. Nun wird die Zwischentüre geöffnet.

B geht sofort durch die Türe. A steht ruhig da, sieht B auf sich zukommen. A trägt den Schwanz leicht seitlich, B eingeklemmt. Beide haben die Ohren nach vorne gerichtet. B schreitet langsam an A vorbei, die Nase am Boden, beriecht eingehend das Gehege des ♀.

0951 A geht in das Gehege von B, beschnuppert den Boden, die Kotstellen.

0958 A kommt ins ♀-Gehege zurück: beide Tiere gehen einander langsam entgegen. Sie berühren sich gegenseitig an der Schulter (nasal), dann gleitet A mit der Nase in den Winkel zwischen Bauch und Hinterkeule von B ab (Beriechen des Penis), während B gleichzeitig das Genitale von A beriecht. A wirft darauf den Kopf hoch, peitscht mit dem Schwanz, sodass B sich zurückzieht. Gleich darauf flehmt B. A begibt sich abermals ins ♂-Gehege, setzt die olfaktorische Kontrolle fort.

1017 B kotet am Kotplatz von A.

1018 A kotet an einer der Kotstellen im Gehege von B.

Diskussion: Diese Begegnung hat in den primären Reaktionen einige Ähnlichkeit mit derjenigen von *Bison bonasus* (Seite 35). Die Zeitspanne vom Beginn der Konfrontation bis zur ersten direkten Kontrolle war hier zwar bedeutend geringer als bei Bison, doch ist es vielfach so, dass Tiere

durch technische Einrichtungen wie Zäune, Türen usw. förmlich zu einander getrieben werden und auf diese Weise die spezifische Reaktionszeit verstümmelt wird.

Wir haben es hier wiederum mit einem typischen Fall von indirekter Kontrolle als primäre Reaktion zu tun. Sehr bezeichnend war ferner die beinahe gleichzeitige Defäkation auf den gegenseitigen Kotstellen.

6. Weissbartgnu (*Connochaetes albobubatus*) Protokoll 378:

E.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 9.12.1953. 0903 h. Bemerkungen: Am 23.9.1953. wurde A in den Nebenkäfig von B gebracht, wo beide durch ein weites Stangengitter voneinander getrennt waren. Nun wird die Zwischentüre geöffnet. A dürfte schätzungsweise gerade geschlechtsreif geworden sein.

B geht sofort zu A ins Gehege, nähert sich A spontan. A bleibt dabei genau so stehen, wie zu Beginn, blickt nach B. B nähert sich A so, das B direkt die Genitalregion des ♀ beriechen kann. Dabei hebt B den Schwanz leicht in die Horizontale, die Ohren sind bei beiden nach vorne gerichtet. Hierauf begibt sich B an eine Stelle in der Mitte des ♀-Geheges und scharrt dort am Boden.

0905 B kotet an der Kotstelle von A. Anschliessend bearbeitet B die Rinde des einzigen Baumes im ♀-Gehege mit den Hörnern.

0906 A kommt herbei und beriecht ebenfalls die Rinde, dicht neben B stehend, B nimmt keine Notiz von A.

0907 B begibt sich zu einer weiteren Stelle in diesem Käfig, scharrt, läst sich vorne nieder, reibt Stirne und Hörner im Sand, dazwischen auch eingehend den Nasenrücken (Antorbitaldrüsen), wälzt sich schliesslich auf dieser Stelle.

0908 A nähert sich B, lässt sich neben ihm auf die Karpalgelenke nieder und stösst in dieser Stellung mit der Nase mehrmals gegen das Scrotum von B (genau, wie es saugende Jungtiere am Euter der Mutter tun). B scheint verstört, weicht seitlich aus, sodass ihm A, ohne sich zu erheben, nachrutscht, um wieder zum Scrotum zu gelangen.

0909 A erhebt sich, hält den Kopf tief und wechselt ins ♂-Gehege, beschnüffelt dort den Boden, das Gitter und den Kotplatz. Währenddessen kotet B auf die Kotstelle von A.

0910 B bearbeitet mit den Hörnern den Baum, lässt sich sodann vorne nieder, reibt wiederum deutlich die Antorbitaldrüsen am Boden, wälzt sich zuletzt auch an dieser Stelle.

0912 B wälzt sich abermals an derselben Stelle.

0945 Beide Tiere befinden sich im ♂-Gehege.

0946 A harnt. B beriecht den Harn sofort, flehmt. Danach lässt sich A wieder vorne nieder und versucht am Scrotum von B zu saugen. Diesmal schachtet B aus, benützt die Stellung von A, um einen Aufreitversuch zu unternehmen. Da erhebt sich jedoch A sofort und wirft B durch Auskeilen ab. Es kommt zu keiner Begattung.

0950 B beschnuppert das Genitale von A.

Diskussion: Durch den Anblick des ♀ wurde das ♂ zu einer ganzen Reihe, für die Begegnungssituation bezeichnender Verhaltensweisen veranlasst, die aber von dem offenbar noch nicht völlig reifen ♀ nicht in der typischen Weise beantwortet werden konnten.

Drei markierungsartige Verhaltensformen des ♂: 1. Das Koten an der Kotstelle von A. 2. Das Bearbeiten des Baumes mit den Hörnern. 3. Das

Scharren, Reiben der Antorbitaldrüsen und das Wälzen an einer bestimmten Stelle im Territorium. Höchst eigenartig war das Verhalten des ♀, das für die männlichen Reaktionsweisen nicht aufnahmebereit schien: die Saugversuche am Scrotum in einer für Jungtiere typischen Stellung sprachen eindeutig für juveniles Verhalten, wie es besonders bei schon beinahe entwöhnten Jungtieren beobachtet werden kann. Eigentümlich war dabei, dass das ♀ noch nicht in der Lage zu sein schien, das neue Tier als ♂ zu taxieren. Die durch die Tiere gegenseitig ausgelösten Handlungen bewegten sich in geradezu diametral entgegengesetzter Richtung.

7. Zwergziege (*Capra hircus nanus*) Protokoll 123:

W.Beg. A: 11 ♀ ♀, 5 Jungtiere. B: 1 ♂. Z.G.B. 13.II.1952. 1433 h. Bemerkungen: B datiert aus dem Wurf vom März 1952, wurde aber im Juli des Jahres von der Herde getrennt. An Grösse ist B den meisten ♀ ♀ unterlegen. B wird in das grosse Frei-gehege gebracht, wo sich alle Tiere A befinden.

Kaum ist B im Gehege, drängen sich alle ♀ ♀ (ohne Jungtiere) um ihn herum. Sie beriechen B von allen Seiten gleichzeitig: einige am Kopf (Nase und Ohren), einige anal-genital, oder am Rücken oder den Beinen. Dabei haben alle ausnahmslos die Schwänze steil in die Höhe gestellt, ebenso B. Die Ohren werden in Normallage gehalten. Zuweilen schlägt B seine Ohren in rascher Folge von vorn nach hinten und wieder zurück. B steht steifbeinig da, den Kopf vorgestreckt, die Rückenhaare gesträubt. Dabei erwidert B die Beschnupperungen nicht.

1435 B versucht, ein ♀ genital zu beriechen, dieses dreht sich um und greift ihn frontal an, sodass es zum Hörnerkampf kommt. Beide Tiere richten sich in der charakteristischen Weise auf, stossen frontal gegeneinander. B lässt nach einigen Stößen von dem ♀ ab, beriecht ein weiteres ♀ mit dem gleichen Ergebnis.

1438 B beschnuppert ein ♀ seiner Grösse genital, tritt mit den Vorderfüssen heftig auf den Boden, züngelt mit vorgestrecktem Kopf in der Richtung des ♀.

1439 B besteigt dieses ♀ mehrmals.

Diskussion: Im ersten Teil der Reaktion war hier ein demjenigen der Lamas ähnliches Verhalten zu verzeichnen. Das ♂ wurde umringt, liess sich aber eine Weile von den ♀ ♀ beschnuppern, bevor es mit der eigenen Kontrolle begann, die übrigens hier einen deutlich sexuellen Charakter hatte. Eine Kontrolle des Territoriums oder der indirekten Merkmale der Tiere A fehlte ganz. Die auffällige Ausdruckserscheinung des Züngelns wurde von ANTONIUS (1939) als das Faungesicht brünftiger Ziegen-, Schaf- und Gamsböcke bezeichnet. Sie konnte bei sämtlichen Zwergziegen-Begegnungen (Protokolle 3, 4, 137, 225), jedoch auch bei Begegnungen vom Thar (*Hemitragus yemlahicus*, Protokoll 112), der Walliserziege (*Capra hircus*, Protokoll 176) und des Mähnschafes (*Ammotragus lervia*, Protokoll 33) festgestellt werden.

Bezeichnenderweise liess sich nur das kleine ♀ vom ♂ besteigen.

8. Wisent (*Bison bonasus*):

E.Beg. A: 1 ♂, B: 1 ♀. Z.G.B. 25.9.1947. 1000 h. Bemerkungen: Protokoll von Beobachtungsblatt (HEDIGER). Die Verbindungstüre der beiden benachbarten Gehege wird hochgezogen und auf die Reaktion der Tiere gewartet.

Beide Tiere scharren heftig am Boden.

1007 B geht in das Gehege von A. A reagiert jedoch kaum, schnauft stark und stossweise, stellt den Wedel auf. Dann begibt sich B wieder zur Türe zurück, lässt dort Wasser, geht anschliessend im Gehege von A umher. Etwas später beriecht A den Harn von B, flehmt, geht ins Gehege von B. B beschnuppert inzwischen den Malbaum von A, scheuert sich daran mit Kopf, Hals und Schulter.

Diskussion: Anstelle einer direkten olfaktorischen Kontrolle zeigte sich auch hier die Auseinandersetzung mit dem Territorium und den indirekten Merkmalen als primäres Verhalten. Da sich die Tiere nicht gut sehen konnten, ist nicht sicher, ob die beidseitigen Scharrbewegungen Ueber-sprungscharakter hatten, ähnlich, wie sie TINBERGEN (1940) vom Mufflon (*Ovis musimon*) beschrieb. Das Harnen des ♀ darf nicht als zufällig angesehen werden, ebensowenig die Stelle, wo dies geschah.

9. Giraffe (*Giraffa camelopardalis tippelskirchi*) Protokoll 400:

W.Beg. und E.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀, B: 1 ♀, 1 juv. ♂. Z.G.B. 3.3.1954. 1020 h. Bemerkungen: Das ♀ B wurde am 26.12.1953 hochträchtig von den beiden A abgetrennt und gebar am 4.1.1954 das juv. ♂ B. Seit dem 21.2.1954 hatten alle Tiere Kontakt durch ein Gitter, die adulten Tiere sogar freien Kopf-Kontakt, da das Gitter nur bis zur Halsmitte reichte. Nun wird die Gittertür geöffnet, sodass die Tiere B zu den Tieren A zurückgehen können.

Das ♀ A beschnuppert sofort das Junge von hinten her am Hinterkopf. Dabei stehen die Ohren des ♀ etwas seitlich zurück, der Schwanz ist leicht abstehend. Das Junge verhält sich dabei passiv, ebenso seine Mutter.

1021 Das ♂ A beriecht das ♀ B genital, beide Tiere sind sehr ruhig. Auch hier verhält sich das ♀ passiv. Das ♂ hat die Ohren dabei zurückgelegt.

1022 Das ♀ A riecht das Junge förmlich ab: Kopf, Hals und Rücken. Das Junge erwiedert nicht.

1023 Das Junge berührt unabsichtlich das ♂ A, worauf dieses leicht ausschlägt. Hierauf ringelt das Junge den Schwanz und hüpfte ein paar Schritte weg (vergl. BOPP 1954).

1026 Das ♀ B kotet und harnt, flehmt anschliessend.

1028 Das Junge beriecht das Scrotum des ♂, worauf dieses wieder etwas ausschlägt: des Junge entfernt sich etwa 2 m und schlägt dann ungeschickt ebenfalls aus.

1029 Das ♂ A harnt.

1030 Das Junge stellt sich hinter das ♂ A: nun hebt letzteres einen Hinterlauf wie drohend hoch und legt die Ohren eng an den Kopf. Sofort entfernt sich das Junge.

1031 Das ♂ A beschnuppert das Junge anal, dann am Rücken, während dieses zu harnen anfängt. Das Harnen des Jungen dauert volle 2 Minuten.

1033 Das ♂ A beriecht das Junge an der Nase, dann wieder anal.

1035 Das ♂ A reibt die Hörner am Hals des Jungen, später auch am Rücken (Abb. 4).

1041 Das Junge kotet.

1042 Das ♀ beriecht ihr Junges anal. Dabei legt B etwas die Ohren zurück.

1049 Das Junge kotet.

Diskussion: Unter den Begegnungen zwischen Artgenossen und einem Junge führenden ♀ nehmen zB. die Zebras eine Sonderstellung ein (Seite 45): die Jungen werden von ihren Müttern bis aufs äusserste gegen die Artgenossen verteidigt. Anders hier. Nicht die geringste Verteidigungsmassnahme seitens der Mutter war zu verzeichnen.

Als Kontaktnahme zwischen Mutter und Vater erfolgte eine naso-genitale Beschnupperung. (Hier ist zu berücksichtigen, dass die Tiere täglich Gelegenheit hatten, sich naso-nasal zu beriechen.)

Sehr sonderbar war das Verhalten des Vaters gegen das Junge. Das von BRUHIN (1953) bei Giraffen als Paarungsvorspiel beschriebene Hörnerwet-



Abb. 4. *Giraffa camelopardalis tippelskirchi*. Adultes ♂ reibt die Hörner am Hals seines ihm zum ersten Mal begegnenden Jungen (♂).

zen des ♂ an den ♀ wurde hier seltsamerweise an einem männlichen Jungtier beobachtet. Somit scheint sich die Funktion des Giraffengehörns nicht nur auf diejenige eines Zeremonialorgans für das Paarungsvorspiel zu beschränken, sondern, darüber hinaus, ein Zeremonialorgan im intraspezifischen Verkehr darzustellen. Ferner konnte eine Art Drohhaltung des ♂ gegenüber dem Jungen notiert werden: Beinheben, Zurücklegen der Ohren (vergl. Zebra, Seite 45), wurden als Drohgebärde erkannt.

G. Mesaxonia.

I. Tapir (*Tapirus terrestris*) Protokoll 349:

W.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 6.10.1953. 1012 h. Bemerkungen: B wurde am 1.10.1953 vom ♀ abgetrennt. A liegt am Boden, als B hereingelassen wird.

A bleibt in der Ecke liegen; als B an ihr vorbei geht, dreht A nicht einmal den Kopf (Distanz ca 1½ m). B schnüffelt am Boden.

1013 B riecht am Boden, spritzt dann (= harnt in der charakteristischen Weise nach hinten), flehmt anschliessend.

1014 A hat sich erhoben, B nähert sich: kurze naso-nasale Beschnupperung, wobei die Tiere ihre Ohren nach vorne gerichtet haben. B streicht mit dem Rüssel am Rücken von A entlang, bis die Genitalregion erreicht ist, die berochen wird. Daraufhin legt A die Ohren zurück, spritzt etwas Harn nach hinten. B flehmt.

1015 B macht Intentionsbewegungen zum Aufreiten. A flieht laut fiefend. B verfolgt das ♀ zwitschernd.

1016 A bleibt stehen. B steigt gleich auf (minimale Erektion), lässt sich sofort wieder zu Boden.

1017 B begibt sich in die Ecke von A und markiert dort. Sodann beriecht B das Gehege, um im Vorbeigehen mehrmals das ♀ zu beriechen (genital) und anschliessend jedesmal zu flehmen.

1032 B steigt wieder auf, gleich wieder ab. A spritzt etwas Harn nach hinten. Anschliessend fasst B mit dem Maul das linke Hinterbein des ♀ und hebt es hoch.

1041 A legt sich mitten im Gehege hin. B geht hinzu und steigt A mit den Vorderfüssen auf den Bauch.

1050 A erhebt sich wieder. B unternimmt einen weiteren Aufreitversuch, in voller Erektion. Doch gleitet B sofort wieder zu Boden. Abermals fasst B sodann das Hinterbein des ♀ und hebt es hoch. A lässt etwas Harn.

1053 Koitus-Beginn.

1056 B steigt ab. Beide Tiere riechen und lecken am reichlich herausgeflossenen Sperma.

1115 A harnt.

Diskussion: Die erste Reaktion ist von denjenigen der Pferdeartigen insofern verschieden, als erst nach der Kontrolle des Territoriums und nach dem Markieren eine direkte Kontrolle erfolgte. Darauf gingen die Tiere zum Begattungsvorspiel über, das man mit all seinen typischen Phasen beim Zwergesel und teilweise auch beim indischen Panzernashorn antreffen kann. (Seite 43, und Seite 38). Diese Phasen sind: Das Treiben des ♀ durch das ♂, das spritzweise Harnen des ♀, die ersten Aufreitversuche des ♂ (ohne Erektion), das Beissen nach den Hinterbeinen und schliesslich die Begattung des scheinbar ermüdeten ♀.

Die Ausdrucksleistungen der Tapire waren relativ gering: im Prinzip entsprach das Ohrenspiel demjenigen der Equiden, doch war es weit weniger eindrucklich. Beim Treiben liessen sich Fieplaute (♀) und Zwitscherlaute (♂) vernehmen, wie sie auch SCHNEIDER (1935/36) vom Schabrackentapir (*Tapirus indicus*) beschreibt. Das von SCHNEIDER gesehene Kotfressen konnte hier nie festgestellt werden.

2. Indisches Panzernashorn (*Rhinoceros unicornis*) Protokoll 45a:

E.Beg. A: 1 ♂. B: 1 ♀. Z.G.B. 25.7.1952 0720 h. Bemerkungen: A ist ca 6 Jahre, B ca 10 Jahre alt. Die etwas schwierige Angewöhnung wurde folgendermassen organisiert:

1. B lernte die 3 Ausläufe von A allein kennen.
2. Beide Tiere befanden sich je in einem äusseren Auslauf, sodass ein freier Raum dazwischen war (10.-16.7.1952).
3. Die Nashörner begegneten sich am Gitter (17.7.1952). Sie lebten Gitter an Gitter bis am 24.7.1952.
4. Die Zwischentür wird geöffnet und dann die Tiere aus den Ställen gelassen, sodass sie alle 3 Räume zur Verfügung haben (Protokoll).

A sieht das gegen die Türe blickende ♀, geht ruhig auf dieses zu, die Ohren nach vorne gerichtet. Der Schritt von A ist gespannt und etwas schleichend, der Kopf gesenkt. Als die Distanz zwischen den beiden Hörnern nur noch 3 m beträgt, legt B mit einem Ruck die Ohren nach hinten, stösst einen starken Prustlaut aus und weicht etwas zurück (vergl. graphische Darstellung, Abb. 5 und 6). Gleich darauf stellt B die Ohren wieder auf und geht gegen das ♂ zu, das nun langsam die Ohren nach hinten dreht, anhält und dann leicht zurückweicht, sodass die Distanz von Horn zu Horn ständig etwa 80 cm beträgt.

0727 A hebt etwas den Kopf, richtet die Ohren gegen das ♀, hebt den Kopf immer höher, beginnt gleichzeitig zu flehmen. Als der Kopf sich etwa auf Schulterhöhe befindet, hat A zugleich den Höhepunkt des Flehmens erreicht. Gleich darauf senkt A den Kopf ganz tief, B sofort ebenfalls, beide legen die Ohren nach hinten und fahren beinahe gleichzeitig aufeinander los. Sie legen die Hörner aneinander, stossen und schieben. A wird dabei von B zurück gedrängt.

0734 A flehmt.

0735 B greift A frontal an: neues Hornstossen.

0740 A bricht seitlich aus, geht um B herum und versucht B genital zu beriechen. B weicht aber aus.

0746 Nach einem neuen Angriff von B und anschliessendem Hornstossen gelingt es A, diesmal B in die Flucht zu schlagen. Von nun an wird B von A stark gehetzt.

0751 A bearbeitet mit den Lippen die Stirne von B. B hält still, senkt etwas den Kopf.

0755 A verfolgt das ♀.

0759 Es gelingt A, den Kopf auf die Kruppe von B zu legen und sich leicht abzustossen. B läuft jedoch unter A weg. Später wird das ♀ von A stark gehetzt.

0807 A fasst mit den Lippen die Panzerwülste über dem rechten Hinterbein von B, beisst B kurz danach auch ins Bein.

0817 B zieht sich in ein leeres Bassin zurück. Als A auch dorthin kommt, spritzt B Harn nach hinten, lässt A nicht ins Becken. Sowohl A als auch B legen bei einem Vorstoss die Ohren eng an den Kopf nach hinten. Zuweilen schlägt B die Ohren in rascher Folge mehrmals nach vorn und zurück.

Diskussion: Von allen Protokollen über Nashorn-Begegnungen dieser Spezies (Protokolle 40, 41, 45b, 46, 47, 48, 56, und 186) wurde hier dasjenige ausgewählt und dargestellt, das die erste freie Begegnung veranschaulicht. Die anderen Protokolle befassten sich einerseits mit Begegnungen am Gitter (40, 41) und andererseits mit den Begegnungen der Tiere am frühen Morgen nach einer getrennt zugebrachten Nacht. Dank dem Entgegenkommen des Zoologischen Gartens Basel hatte ich die Gelegen-

heit, viele dieser seltenen Begegnungen in allen Einzelheiten zu filmen. Dieser Film erlaubte eine weit sorgfältigere und exaktere Analyse des Verhaltens, als es anhand von Protokollen sonst möglich gewesen wäre. Die Methodik und die Ergebnisse der Analyse folgen im Anhang an dieses Protokoll.

Zootechnische Umstände zwangen zur schrittweisen Angewöhnung der Tiere, sodass die das Territorium betreffenden Reaktionen nicht genau zu ermitteln waren. Was die Reaktionen auf das Individuum selbst betraf, so entsprachen sie weitgehend der den anderen *Perissodactyla* eigenen Reaktionsform. Die naso-nasale Annäherung wurde offensichtlich durch das Flehmen des ♂ unterbrochen. Darauf folgte eine naso-genitale Kontrolle mit anschließendem Treiben des ♀ durch das ♂. Dieses Treiben stellt einen wichtigen Hinweis auf die bis jetzt erst ungenau bekannten Begattungsvorspiele dieses Nashorns dar. Vergleichen wir das Verhalten im Begattungsauftakt mit demjenigen des Schwarzen Nashorns (*Diceros bicornis*, Protokoll 410, Seite 41) und des Esels (*Equus asinus*, Protokoll 373a, Seite 43), so stellen wir in bestimmten Punkten eine erstaunliche Uebereinstimmung fest.

Infolge der erst gering entwickelten sexuellen Reaktionsfähigkeit des ♂, verhielten sich die Tiere nicht völlig eindeutig. Die Anfangsphase, das Treiben, wurde zwar vom ♂ bis zum Aufsteigen ohne Erektion überschritten, doch kam es bis jetzt noch nie zur Begattung, obwohl sich das ♀ positiv verhielt.

Besonders charakteristisch waren die nach den Hinterbeinen des ♀ gerichteten Beissversuche des ♂, wie wir sie schon beim Tapir angetroffen haben und noch beim Esel sehen werden. In späteren Begegnungen (hauptsächlich Protokolle 47 und 48) konnte das spritzweise Harnen des weiblichen Tieres oft und ausgeprägter beobachtet werden.

A n a l y s e (Hierzu Abb. 5 und 6, und Tafel IV):

Durch Projektion mittels eines photographischen Kopierapparates wurden von den einzelnen Filmbildern in chronologischer Folge 10 Punkte auf Millimeterpapier abgetragen: 5 Punkte für jedes Tier, nämlich 2 Ohrspitzen, 2 Ohransätze, 1 Hornspitze. Dabei wurde speziell darauf geachtet, dass ein bestimmter Fixpunkt, der auf jedem der Bilder gut sichtbar war, immer genau an dieselbe Stelle zu liegen kam, sodass sich die Verschiebungen der Tiere nach beiden Richtungen hin auf dem Papier abzeichneten. Durch die Summierung der Punkte ergaben sich drei Kurven für jedes Tier: 1. eine Kurve der Hornspitze (die Punkte wurden verbunden). 2. eine Kurve der Ohrspitzen und 3. eine Kurve der Ohransätze. Die entsprechenden Zahlen

von 2 und 3 wurden jeweils miteinander verbunden, sodass sich für jede Position eine Gerade ergab, die ungefähr der Ohrlänge entspricht.

Um eine einigermaßen geschlossene Szene darstellen zu können, sah ich mich gezwungen, nur jedes 5. Bild zur Darstellung zu verwenden, da sich

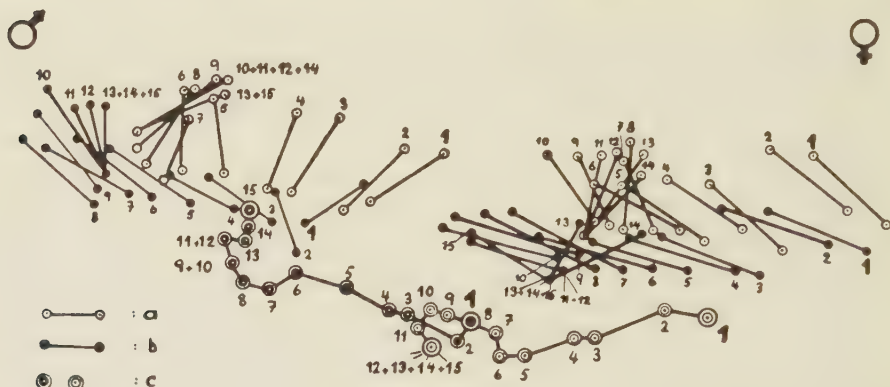


Abb. 5. Graphische Darstellung des Begegnungsverhaltens von *Rhinoceros unicornis*. Filmbildgröße: (16 mm) 10/7,5 mm; Vergrößerung: 20 ×; Aufnahmegeschwindigkeit: 16 B/Sek.; Dauer der Szene: 4,37 Sek.; a: entfernteres Ohr; b: näheres Ohr; c: Hornspitze; Beschreibung im Text.



Abb. 6. Kopf von *Rhinoceros unicornis*. Zur Erläuterung der graphischen Darstellung.

durch die Anhäufung von Filmbildern keine übersichtliche Wiedergabe des Geschehens ergeben hätte.

Die zur Darstellung gelangten Bilder enthalten die erste Konfrontation der Nashörner bis zum Flehmen des ♂ (vergl. Protokoll, 0727 h). Durch die Aufnahme dieser Szene aus einer rechtwinklig zum Geschehen gerichteten Position, ergab sich die Möglichkeit, den Ablauf auf einer Horizontalen darzustellen. Um die Darstellung nicht zu komplizieren, wurde darauf verzichtet, die mit den Verschiebungen verbundenen Beinbewegungen wie-

derzugeben, sodass unser Schema eigentlich nur das Verhalten der Köpfe veranschaulicht. Wir lesen in erster Linie 2 verschiedene Bewegungen ab: 1. Die Verschiebungen der Hornspitzen und der Ohransätze, die ungefähr identisch müssen sein. 2. Diestellungsänderungen der Ohrspitzen, die sich auf der Basis als Zentrum eines Halbkreises von vorn nach hinten drehen können. Wenn man nun die Punkte der Ohrspitzen und der Hornspitzen eines Tieres mit denjenigen des andern vergleicht, so fällt unmittelbar auf, dass eine Vorwärtsbewegung stets mit Nachvorn-Legen der Ohren verbunden ist, ein Zurückweichen jedoch das Gegenteil, Nachhinten-Klappen der Ohren zur Folge hat: Punkte 1-10 des ♀ demonstrieren die Vorwärtsbewegung, 11-15 jedoch ein Kopfsenken, Rückwärtsgehen und Anhalten dieses Tieres. Die entsprechenden Punkte beim ♂ ergeben eine Rückwärtstendenz (1-10) und später die das Anhalten und Zurückweichen des ♀ verursachende Vorwärtsbewegung und das Kopfhoben zum Flehmen (11-15).

Damit wurde zu zeigen versucht, dass die Ohrenstellung die individuelle Sicherheit, resp. Unsicherheit und Abwehrbereitschaft in ganz ähnlicher Weise anzeigt, wie es SCHENKEL (1947) von den Ohren der Wölfe beschrieb. Selbstverständlich ist dabei die Sonderstellung der Wölfe zu berücksichtigen, deren Ausdruckerscheinungen mit vielerlei weiteren mimischen Veränderungen gekoppelt sind, während hier bei den Nashörnern keine zusätzlichen mimischen Möglichkeiten der Kopfregion bestehen.

Diese Analyse zeigt uns am Beispiel der Nashörner die wichtigsten Ausdrucksfunktionen der Ohren, wie sie bei den Säugern durchgehend anzutreffen sind.

3. Schwarzes Nashorn (*Diceros bicornis*) Protokoll 410:

W.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.Z. 28.5.1954. 1413 h. Bemerkungen: Um 0826 dieses Tages wurde A allein aus dem gemeinsamen Innenstall in den Auslauf gelassen. Erst um 1413 h durfte B zum ♀ in den Auslauf. Die Tiere waren seit längerer Zeit nie mehr getrennt worden.

B kommt heraus, schaut sofort nach A (10 m entfernt, fressend). A dreht sich gegen B, geht ihm 3 m entgegen. B nähert sich ebenfalls, beide haben die Ohren lauschend nach vorne gerichtet. Als B nur noch 1 m von A weg ist, senkt B den Kopf, schnuppert am Boden.

1414 Naso-nasale Begegnung: B hat die Ohren nach vorn, A etwas seitwärts gestellt. 30 Sekunden später Kampfdrohung durch plötzliches Kopfsenken durch das ♂. A senkt den Kopf, dreht sich dann um und geht wieder fressen.

1415 B nähert sich A von hinten. A legt darauf ruckartig die Ohren zurück, geht einige Schritte rückwärts. B entfernt sich.

1416 B markiert kurz (Harnspritzen nach hinten) an Stelle 1. (Es sind 3 Markierungsstellen im Territorium.)

1417 B beriecht A genital. A legt die Ohren an den Kopf, weicht aus.

1418 B trinkt Wasser aus dem Teich.

1419 B reibt sein vorderes Horn kräftig am einzigen Baum im Gehege, während beinahe 2 Minuten.

1423 B markiert an Stelle 1.

1424 B beschnüffelt eingehend den Boden des Geheges.

1425 B nähert sich dem ♀ frontal: A legt die Ohren nach hinten, senkt den Kopf. Leichtes Hornstossen. B trägt den Schwanz in der Mitte geknickt, sodass der hintere Teil waagrecht hinaussteht.

1426 B trinkt. Das ♀ hält sich in seiner Lieblingssecke im Gehege auf.

1429 B nähert sich A langsam. Als A das ♂ 3 m von sich entfernt sieht, legt A die Ohren zurück und greift an.

1432 B nähert sich A von hinten, A legt erst die Ohren zurück, dann wedelt A mehrmals mit den Ohren von hinten nach vorn. Der Schwanz peitscht die Nase des beriehenden ♂.

1434 B nähert sich dem ♀ seitlich, hält dabei den Kopf hoch in die Luft. A legt diesmal die Ohren nicht zurück, sondern stellt sie so, dass die Öffnungen etwas nach aussen-hinten stehen. B legt den Kopf auf die Schulter von A. Erst bleibt A in dieser Stellung, dreht sich dann B entgegen, sodass B aufsteigen kann, B stösst sich mit dem Unterkiefer von der Schulter des ♀ ab (Keine Erektion).

1437 B steigt ab.

1438 B kotet an der gemeinsamen Kotstelle: nach der olfaktorischen Kontrolle schiebt sich B rückwärts gegen die Stelle hin, scharrt mit jedem Hinterfuss einmal dagegen, kotet, scharrt mit jedem Hinterfuss 2 mal gegen den Kot (ohne diesen zu berühren). Dann entfernt sich B von der Stelle, nähert sich dem ♀ mit erhobenem Kopf und steigt auf (Schwache Erektion).

1439 B steigt ab.

1440 B steigt auf. A steht ruhig, der Schwanz hängt gerade herab. (A schob sich dem ♂ richtig unter den Bauch, senkte etwas das Kreuz. Der herabhängende Schwanz des W deutet jedoch auf noch nicht völlige Paarungsbereitschaft.)

1443 A harnt während des Auftretens von B. gegen dessen Bauch. B steigt sofort ab. B beriecht den Harn, flehmt während längerer Zeit.

1444 B steigt auf, gleich wieder ab.

1445 A spritzt häufig kleine Mengen Harn nach hinten, drängt sich rückwärts an B heran.

1446 B steigt auf. A hält den Schwanz nun auf die linke Seite gekrümmt, harnt etwas. B schachtet das erste mal aus, macht Suchbewegungen.

1449 B steigt ab, beriecht den Harn des ♀, flehmt bis 1450. A hält sich ständig in der Nähe von B auf.

1451 B steigt auf, schachtet aus, zieht 1452 wieder ein, bleibt aber oben bis 1455. A spritzt kleine Portionen Harn nach hinten.

1456 B steigt auf. Beide Tiere tragen die Ohren sozusagen ständig nach vorne gerichtet.

1457 B steigt ab.

1459 B steigt auf, maximale Erektion.

1503 B steigt ab, flehmt.

1504 B steigt auf. A spritzt Harn nach hinten.

1507 B steigt ab.

1509 B steigt auf, ohne Erektion, gleich wieder ab.

1511 B steigt auf.

1512 B steigt heftig ab. Die Erregung scheint wiederum vorübergehend abzuklingen.

1514 A schiebt sich rückwärts gegen B. B steigt auf, schachtet aus.

1516 Die Begattung beginnt. Die Tiere verschieben sich während der Kopulation ein paar Schritte.

1528 Kopulation beendet. B steigt ab.

Diskussion: Nach 6-stündiger Trennung reagierten die Nashörner mit einer sofortigen naso-nasalen Beschnupperung. Dabei zeigte wiederum das initiativ Tier die normale Ohrenstellung, während das passive die Ohren seitwärts zurückstellte. Die folgenden Beschnupperungsversuche des ♂ waren gegen den Genitalpol des ♀ gerichtet. Hier zeigte das ♀ ein dem der Pferdeartigen sehr ähnliches Verhalten: es legte ruckartig die Ohren zurück, ging entweder ein paar Schritte rückwärts oder peitschte mit dem Schwanz die Nase des ♂. Spätere frontale Annäherungen des ♂ wurden vom ♀ mit Drohestellungen durch Kopfsenken und Angriffe quittiert, auch hier stets mit Zurückklappen der Ohren verbunden. Erst als sich das ♂ mit in Schulterhöhe gehaltenem Kopf näherte, blieb das Drohen und damit auch das Ohrenzurücklegen des ♀ aus. Offenbar handelte es sich um eine spezifische Kundgabe der Begattungsbereitschaft durch das männliche Tier.

Während des Aufreitens war beim ♀ die Ohrenstellung eher wechselnd. Oft trug es die Ohrtrichter in Normalstellung, meistens schauten die Öffnungen derselben aber seitwärts. In der 3. Minute schritt das ♂ zum ersten Markierungsakt, in der 25. Minute kotete es in der schon von LUSSY (1939, p. 120) und HEDIGER (1951, p. 51) beschriebenen Weise, indem es vor und nach der Defäkation mit den Hinterfüßen gegen die betreffende Stelle scharfte.

Das Begegnungsverhalten wies die meisten der für die Perissodactyla typischen Merkmale auf, in noch grösserem Masse auch das charakteristische Begattungsverhalten. Vom Treiben, das nach Angaben des Wärters sonst regelmässig erfolgte, fehlte hier jedes Anzeichen. Etwas länger als beim Tapir dauerten die Vorphase (mehrmaliges Aufreiten) und die Endphase (eigentlicher Akt). Erst beim 13. Aufreiten gelang dem ♂ die Begattung (bei *Tapirus* beim 4. Aufreiten). Dabei waren aber nur 8 Aufritte mit Erektion und Suchbewegungen verbunden, während bei *Tapirus* die 2 ersten und hier die 3 ersten Ritte ohne Erektion stattfanden. Beim Zwergesel konnte ich anlässlich von Begattungen ganz ähnliche Werte feststellen.

Diese Tatsachen weisen erneut auf die Zusammenhänge im Verhalten der Perissodactyla hin.

4. Sardinischer Zwergesel (*Equus asinus*) Protokoll 373a:

E.Beg. A: 1 Paar. B: 1 Paar. Z.G.B. 30.10.1954. 1410 h. Bemerkungen: Die Tiere werden auf folgende Weise zusammen gelassen: Zuerst wird sehr vorsichtig das ♀ B am Gitter vorgeführt und dann eingelassen. Das ♂ B geht ihm etwas später nach.

Als das ♀ B herbeigeführt wird, erblicken es die Tiere A von weitem durch die Gitterstäbe (Distanz ca 7 m). Beide A stellen sich vor der Türe auf. Während aufgeschlossen wird, findet durch das Gitter eine naso-nasale Beschnupperung zwischen dem ♂ A und dem ♀ B statt. Gleich nach dem Eintreten von B legt das ♂ A den

Kopf auf den Rücken des ♀ und steigt auf. B schlägt aus, A zeigt keine Erektion. Später wird B von A im Gehege umher gehetzt. Das ♀ A hält sich abseits.

1414 Das ♂ B wird hereingelassen. Nachdem das ♂ A das neue ♂ erblickt hat, lässt es sofort vom ♀ B ab und geht dem ♂ B entgegen: naso-nasale Beschnupperung, wobei die zwei Tiere ihre Ohren nach vorne gestellt haben, die Mäuler bleiben geschlossen. Gleich anschliessend versucht A, am Boden stehend, das ♂ B am Hals zu packen, während B seinerseits versucht, A in die Karpalgelenke zu beißen. Auf diese Weise wird der nun folgende Kampf geführt. Abwechslungsweise beißen sich die ♂ in den Hals, der dabei Gepackte senkt den Kopf und bearbeitet die Vorderbeine des Beissers, der seinerseits die bedrohten Beine hochhebt oder sich sogar vorne niederlässt, um den Bissen zu entgehen. Nie wird während dieses Kampfes etwa geschlagen. B zeigt sich leicht unterlegen.

1418 Beide ♂ ♂ richten sich auf die Hinterbeine auf, umklammern sich gegenseitig mit den Vorderläufen am Hals. Die Ohren der kämpfenden Tiere nehmen abwechselnde Stellungen ein. Meist legt sie der Angreifer während eines Vorstosses zurück (Tafel V, Abb. 1).

1430 Das ♂ A hetzt abermals das ♀ B. Es kommt zur Erektion, doch gelingt dem ♂ keine Begattung, da das ♀ nun sehr kräftig auskeilt. Nach einigen Minuten des Hetzens packt A das ♀ B am Hinterbein. In diesem Moment greift das ♂ B das ♂ A heftig an, verfolgt aber das ♀ nicht seinerseits.

1437 Das ♂ B kotet.

Diskussion: Auf das Erblicken auf grössere Distanz reagierten die Esel mit sofortigem Herbeikommen. So bald es nur irgend anging,

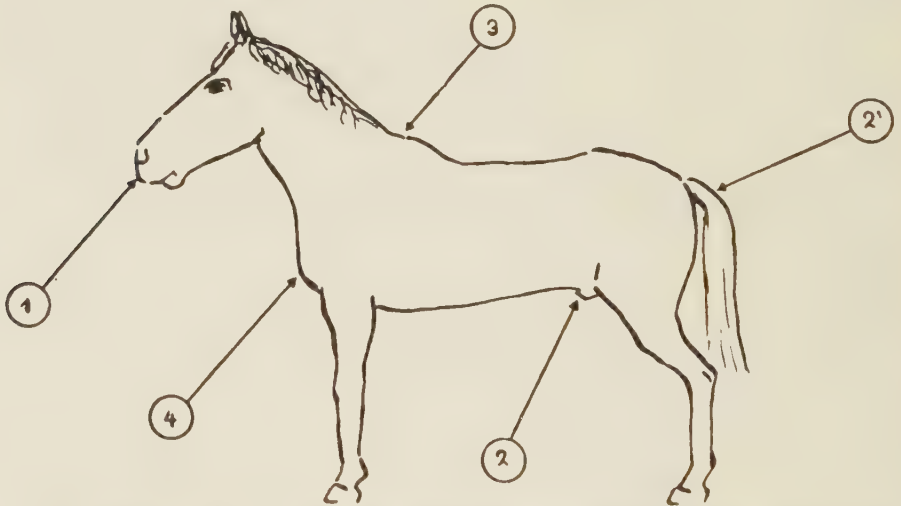


Abb. 7. *Equus caballus*. Schematische Darstellung der Beschnupperungsstellen anlässlich von Begegnungen. Die Punkte sind nach der Häufigkeit der kontrollierten Stellen angeordnet. Zum Teil nach Angaben von GRZIMEK (1934).

nahmen sie direkten körperlichen Kontakt auf, sodass es gleich nach dem Eintreten zum Auftritt kommen konnte, obwohl sich das ♀ B nicht etwa

in brünstigem Zustand befand. Auch dem Kampf der beiden ♂ ging eine unmittelbare naso-nasale Kontrolle voraus. Eine Inspektion des Territoriums oder der (vorhandenen) indirekten Merkmale fand nicht statt. An Ausdruckserscheinungen fiel vor allem das intensive Ohrenspiel auf. In der Erregung der Annäherung waren die Ohren nach vorn, beim Angriff oder bei der Abwehr des ♀ gegen das zudringliche ♂ A beinahe stets nach hinten gelegt.

Bei einer weiteren Zwergesel-Gruppe (Z.G.Z.) liess sich bei Begegnungen in allen drei Fällen von direkter olfaktorischer Kontrolle die naso-nasale Form feststellen (Protokolle 426 und 427). Von der bei den Zebras noch kennenzulernenden Weise der Verteidigung von Jungtieren durch die Mütter konnte hier nichts bemerkt werden; das Junge wurde bei der Begegnung mit seinem Vater von der Mutter nicht im geringsten verteidigt, als dieser es gefährlich angriff (Protokoll 427). Alter des Jungen: 2 Monate.

5. Grant-Zebra (*Equus burchelli boehmi*) Protokoll 339:

W.Beg. und E.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀, 2 juv. ♀ ♀. B: 1. ein ♀ mit Jungem vom 28.9.1953. (♀), 2. ein ♀ mit Jungem vom 28.9.1953 (♀). Zoologischer Garten Basel. 30.9.1953. 1439 h. Bemerkungen: Das ältere Junge ist die noch nicht voll ausgewachsene Tochter des 2 ♀ B. Für die Tiere A sind die beiden Jungen vom 28.9.1953. Erstbegegnungen, die beiden ♀ ♀ B jedoch Wiederbegegnungen nach 3 Tagen.

Nach der Ankunft des 1. ♀ B mit seinem Jungen im grossen Freigehege versucht das ♀ A, sich B zu nähern. B stellt sich aber sofort mit der Hinterseite gegen A, die Ohren eng an den Kopf nach hinten gelegt, schlägt nach A aus.

1440 Das ♂ A nähert sich von der Seite her dem 1. ♀ B. B legt wiederum die Ohren eng an den Kopf, senkt diesen etwas (doch nicht so tief, wie in der von ANTONIUS 1937 beschriebenen Drohestellung), entlastet ein Hinterbein. Als sich das ♂ dennoch weiter nähert, drängt sich B sehr geschickt zwischen A und das Junge, schlägt heftig nach A aus. Darauf entfernt sich das ♂.

1441 Das 2. ♀ B wird mit seinem Jungen in den Auslauf gelassen. Sein letztjähriges Junges (das vor der Geburt des jetzigen noch geführt wurde) nähert sich sofort frontal. B verjagt es sehr heftig durch Auskeilen.

1445 Das ♂ A nähert sich nun dem 2. ♀ B, wird aber von diesem auf genau dieselbe Weise verjagt, wie von der ersten Mutter. Beide Junge B wedeln ständig mit den Schwänzen, die Mütter mit Unterbrüchen. Die Jungtiere bestimmen den Weg der ♀ B: sie springen einfach irgendwo hin, sodass die Alten gezwungen werden, alle andern Tiere durch wilde Angriffe aus dem Weg zu räumen. Ihre Waffen sind vor allem Gebiss und Hinterläufe.

1453 Das 2. Junge B nähert seine Nase in einem unbewachten Augenblick derjenigen des ♂ A. A entblösst die Zähne, vollführt einige leichte Beissbewegungen ins Leere mit schräg gehaltenem Kopf: Begrüssungsgesicht (Näheres darüber in der Diskussion). Das Junge dreht sich weg, zeigt eine Intentionsbewegung zum Auskeilen.

1504 Das 2. Junge B nähert sich dem ♀ A. Dieses beschnuppert das Junge während einiger Sekunden an der Kruppe. Etwas später findet genau dieselbe Begegnung mit dem 1. Jungen B statt. (♀ A + 1. Junges B).

Beide Mütter wälzen sich gelegentlich.

1532 Das 1. Junge harnt.

1537 Begegnung zwischen dem ♂ A und dem 1. ♀ B: A nähert sich B frontal, geht an B vorbei, bis beide verkehrt nebeneinander stehen. Alsdann drehen beide Tiere ihre Köpfe nach innen, sodass die Nasen sich beinahe berühren (Abb. 8 A). Die Ohren sind beiderseits nach vorne gerichtet. Nun erfolgt kein ruhiges Nasenbeschnuppern, sondern beide Tiere öffnen das Maul, ziehen die Lippen nach beiden Seiten auseinander, sodass die Zähne sichtbar werden. Jedes vollführt nun eine Reihe von leichten Beissbewegungen, wobei sich die Nasen unmittelbar leicht berühren. Nach ca 15 Sekunden gleiten beide Tiere mit den Nasen an den Geschlechtsteil des andern, ohne indessen die Stellung zu verändern (Abb. 8 B). Nach insgesamt etwa 30 Sekunden gehen sie wieder auseinander. Das Junge stand ruhig daneben.

Beide Mutterstuten stehen normalerweise relativ eng beisammen. Die Distanz, bevor das 1. ♀ B die Ohren bei der Annäherung irgend eines Tieres zurücklegt, beträgt 3-4 m; bevor es den Kopf zur Drohhaltung senkt, 1-2 m. Weder die Mütter noch die Jungen haben sich bis jetzt berochen.

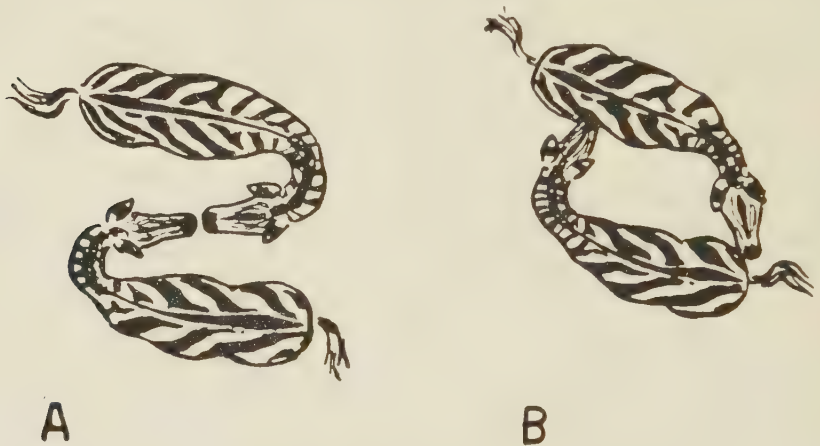


Abb. 8. *Equus burchelli boehmi* in Begrüßungsstellung (von oben gesehen). Das untere Tier ist das ♀, das obere das ♂. A: 1. Phase (naso-nasal); B: 2. Phase (naso-genital).

1552 Das 2. ♀ B läuft aus Versehen dem 1. Jungen B nach. Da sperrt das 1. ♀ B das andere ♀ B im Galopp energisch ab, worauf beide zu ihren Jungen zurückkehren.

1556 Ganz kurze naso-nasale Beschnupperung zwischen den beiden ♀ ♀ B.

1611 Begegnung der Jungen: sie nähern sich frontal, die Ohren nach vorne. Beide öffnen das Maul, die Zähne sind nur schwach sichtbar. Nun erfolgt beiderseits ein leichtes Kauen (Begrüßungsgesicht). Darauf geht das 1. Junge B zum 2. ♀ B, beriecht es an der Nase. Auch dieses ♀ macht die erwähnten Kaubewegungen, worauf sich das Junge aber entfernt, ohne sie diesmal zu erwidern.

Diskussion: Hier wurde absichtlich ein Beispiel gewählt, welches das eindruckliche Verteidigungsverhalten der führenden Mütter dokumentiert. Nicht einer der anwesenden Artgenossen hatte anfänglich das Recht, eines der Jungen zu beriechen. Die Jungen wurden rücksichtslos und mit Geschick verteidigt. Durch diese aktiven Eingriffe wurde der in der freien

Natur normalerweise auftretenden Vergrößerung der Sozialdistanz trächtiger oder führender ♀ ♀ entsprochen. Die beiden Mutterstuten hielten sich dann auch stets in einer bestimmten Distanz von der Herde, nur unter sich duldeten sie eine Verringerung der Sozialdistanz, welche aber auch hier nicht zum völligen Zusammenschluss führte.

In vier verschiedenen Situationen konnte ich das von ANTONIUS (1937, 1939) beschriebene Begrüßungsgesicht beobachten:

1. Zwischen dem Hengst und dem 2 Tage alten Jungen (1).
2. Zwischen dem Hengst und der Mutterstute (1).
3. Zwischen den beiden 2-tägigen Jungen.
4. Zwischen der Mutterstute (2) und dem 2-tägigen Jungen (1).

In allen Fällen war der Ausdruck der folgende: Ohren meist nach vorn, Kopf vorgestreckt, dazu Kaubewegungen mit entblößten Zähnen, die am



Abb. 9. *Equus burchelli boehmi* bei der Begrüßungsbewegung. Ein aus dem spezifischen Bewegungsablauf fixierter Moment. Nach einer Foto von WEISSENBACH, Schönbrunn, erschienen in ANTONIUS, 1942, gezeichnet.

treffendsten mit den Ausdrücken „Kätschen, Knatschen“ zu bezeichnen wären. Diese Bewegungen sind stets gegen die Nase des Partners gerichtet.

Es handelt sich also nicht um eine starre, statische Ausdrucksform, wie sie die Bezeichnung „Begrüßungsgesicht“ darstellt, sondern um eine eigentliche dynamische Ausdrucksbewegung, d.h. um eine Folge von spezifischen Ausdrucksleistungen. Zudem war dieser Vorgang in seinem Verlauf eindeutig adressiert. Ich nenne ihn daher eine Begrüßungsbewegung.

Die Zebras zeigten bei Begegnungen neben dieser Begrüßungsbewegung auch eine typische Begrüßungsstellung, und zwar immer dann, wenn eine Trennung der Tiere vorausgegangen war (Abb. 9). Da diese Stellung immer nur während der ersten Kontaktnahme eingenommen wurde und die darauffolgenden Konfrontationen regellos erfolgten, kann man annehmen, dass es

sich wirklich um eine für Begegnungssituationen spezifische Stellung gehandelt hat. Ich beobachtete sie in den Protokollen 339 und 340.

Ferner war auch die ebenfalls von ANTONIUS (1937) beschriebene Drohhaltung, allerdings in einer etwas weniger ausgeprägten Variante, zu notieren. Sie stellt die extremste Form einer ganzen Reihe von schwächeren Droh-Ausdrucksweisen dar. Immer ist damit ein eindruckliches Zurücklegen der Ohren und ein Entlasten eines Hinterfusses verbunden.

Die schematische Darstellung der Kontaktpunkte eines Pferdes (Abb. 7) kann weitgehend auch auf die Zebras, sowie auch auf die Zwergesel bezogen werden.

Zusammenfassung II: Huftiere.

1. Verhalten gegenüber dem Individuum.

a) Die direkte Kontrolle. — Die direkte Kontrolle äusserte sich bei den Huftieren ziemlich häufig. Besondere Valenzen als Kontaktpunkte wiesen vor allem die Kopfzone und die Anal-Genital-Zone auf. Massgebend für das Zustandekommen einer bestimmten Kontroll-Kategorie war in starkem Masse die Verteilung der Geschlechter unter den sich begegnenden Tieren. In den Fällen, wo ein ♂ zu einem ♀ gelassen wurde, erfolgte meist eine naso-genitale Kontrolle (ausser bei Perissodactylen). Die Caprinae und Ovinae vollzogen die naso-genitale Kontrolle auch im umgekehrten Geschlechtsverhältnis.

GRZIMEK (1934) beschrieb das Begrüssungsverhalten von einer sehr grossen Anzahl von Pferden. Er kam zum Schluss, dass die direkte Kontrolle in Form einer naso-nasalen Beschnupperung das artspezifische Verhalten der Pferde darstelle.

Derselbe naso-nasale Kontakt konnte auch bei den Ceratomorpha (SIMPSON 1945) festgestellt werden, mit dem Unterschied allerdings, dass bei *Tapirus* die Kontrolle des Territoriums primäre Bedeutung hatte.

Eine Übereinstimmung im Herdenverhalten fiel bei *Lama glama* und *Capra hircus nanus* auf: das ankommende Individuum wurde unter allen Umständen von sämtlichen Tieren umdrängt und am Kopf berochen. Der Drang nach olfaktorischem Kontakt konnte als stürmisch bezeichnet werden. Man vergleiche hierzu z.B. das Herdenverhalten von Primaten (Seite 53).

In Gegensatz zu demjenigen der Lamas stand das Verhalten ihrer Verwandten, *Lama vicunia*. Diese Tiere begegneten sich typischerweise und buchstäblich nur über den Kothaufen, wobei allerdings zu bedenken ist, dass bei den Lamas A eine Herde darstellte.

b) Die Ohren. — Weitgehend übereinstimmendes Verhalten kennzeich-

nete die Huftiere in Bezug auf die Ohrenhaltung. Im allgemeinen bedeutet das Auf- und Nachvorn-Richten der Ohren Bereitwilligkeit zur Kontaktaufnahme, während das Nachhinten-Legen derselben bezeugt, dass Kontakt unerwünscht ist, oder sogar Kampfandrohung meint. Mit der funktionellen Beanspruchung der Ohren für die Schallrezeption ist nur die erste Stellung identisch. Die zweite ist reiner Ausdruck, da sie mit der eigentlichen Hauptfunktion der Ohren nichts zu tun hat. Der Schallrezeption dient eine ganze Skala eigener, vom Ausdruck gänzlich verschiedener Ohrenstellungen. Mit der Grösse der Schalltrichter wächst auch in paralleler Weise ihre Ausdrucksfähigkeit. Soweit ich feststellen konnte, bleiben die Ausdrucksformen auf die positive oder negative momentane Einstellung zur direkten Kontrolle beschränkt, vor allem was ihren optischen Ausdruckswert betrifft. Ich bin nicht der Ansicht, dass feinsten Stellungsveränderungen besondere Ausdrucksnuancen zugeordnet sind, wie wir es z.B. von den sozialen Raubtieren kennen, trotzdem es bei besonders grossohrigen Formen (etwa Rinder, Nashörner, Antilopen, Hirsche) zuweilen den Eindruck erweckt, als ob sie zu solchen fähig wären. Vielmehr glaube ich, dass bei den stark olfaktorisch orientierten Huftieren, trotz teilweise sozialer Organisation, in erster Linie ungerichtete Ausdrucksstrukturen auftreten.

Eine Sonderstellung bezüglich der Ohrenstellungen nehmen die Elefanten ein. Sowohl beim sichernden Lauschen, wie in der Erregung und sogar im höchsten Schreck werden die Ohren nach vorne geklappt.

c) Der Schwanz — Spezifische Schwanzhaltungen in der Fluchtreaktion wurden von BOPP (1954) bei manchen Huftieren untersucht. Dabei zeigte sich u.a., dass das Schwanzverhalten selbst innerhalb kleinerer systematischer Gruppen oder Einheiten sehr verschiedenartig sein kann. Im Begegnungsverhalten, das sehr oft einen Teil der in der Fluchtreaktion auftretenden Erregung mit sich bringt, konnten im Prinzip ähnliche, meist etwas weniger ausgeprägte Schwanzhaltungen ermittelt werden.

2. Raumbezogenheit des Verhaltens.

a) Die indirekte Kontrolle — Auch bei den Huftieren beschäftigte die Kontrolle der indirekten Merkmale der anwesenden Tiere viele ♂♂, zuweilen auch ♀♀, bevor sie sich der direkten Kontrolle zuwandten. Als Beispiele hervorzuheben sind vor allem *Bison bonasus*, *Boselaphus tragocamelus* und die beschriebenen Tylopoda. Im Uebrigen gilt auch hier das in der Zusammenfassung der Raubtiere Gesagte.

b) Das Markieren — Aus der tabellarischen Uebersicht (Tabelle II) geht u.a. hervor, dass bei Begegnungen nur unter ganz bestimmten Umständen

markiert wurde, (soweit es sich um Formen handelte, deren Markierungsverhalten bis jetzt näher bekannt ist). Im allgemeinen markierte ein ♂ stets dann, wenn es zu bekannten oder unbekannten Artgenossen in deren Raum gebracht wurde. Es muss hier aber betont werden, dass es sich bei den aufgezählten Beispielen ausnahmslos um Fälle handelte, in denen der Raum den betreffenden ♂ ♂ von früher her schon bekannt war.

Allgemein kann festgehalten werden, dass Huftiere ihre Beziehungen weitgehend über die olfaktorische Kontrolle aufnehmen, ja dass der olfaktorische Bereich die primäre Voraussetzung für eine Beziehungsname dar-

TABELLE II.

Primärreaktionen von Huftieren

ART	A	B	bekannt oder unbek.	I. Reaktion		Kontaktweise			
				Kontrolle	Markieren	Kontakt	Wer an wen	Zeit in Min.	Protokoll No.
<i>Procapra capensis</i>	♀	♂	unb.	ind.	+	n—n	♀ → ♂	11	317
<i>Loxodonta africana</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—p	♂ → ♀	1	353
<i>Choeropsis liberiens.</i>	♀	♂	unb.	ind.	+	n—n	♂ → ♀	13	171
<i>Sus scrofa</i>	♀	♂	unb.	ind.	—	—	—	—	401
<i>Lama glama</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	n—n	♂ → ♀	3	159
<i>Lama glama</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	2	55
<i>Lama glama</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	1	74
<i>Lama vicunia</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	—	—	—	193
<i>Lama vicunia</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	—	—	—	406
<i>Camelus bactrianus</i>	♀	♂	bek.	dir.	+	n—n	♂ → ♀	1	126
<i>Bison bonasus</i>	♂	♀	unb.	ind.	—	—	—	—	—
<i>Bos indicus nanus</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	2	261
<i>Giraffa camelopard.</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	1	400
<i>Boselaphus tragocam.</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	n—g	gegs.	8	98
<i>Connochaetes alboj.</i>	♀	♂	unb.	dir.	+	n—g	♂ → ♀	1	378
<i>Connochaetes alboj.</i>	♀	♂	bek.	dir.	+	n—n	gegs.	2	117
<i>Capra hircus nanus</i>	♀	♂	bek.	dir.	—	n—n	♀ → ♂	1	123
<i>Capra hircus nanus</i>	♀	♀	bek.	dir.	—	n—g	♀ → ♀	1	255
<i>Capra hircus</i> (Wall).	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	3	176
<i>Hemitragus yemlahic.</i>	♀	♂	bek.	dir.	+	n—g	♂ → ♀	4	112
<i>Ovis aries</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	1	9
<i>Equus burchelli b.</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—n	gegs.	1	339
<i>Equus asinus sard.</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—n	gegs.	1	373a
<i>Tapirus terrestris</i>	♀	♂	bek.	ind.	+	n—n	gegs.	3	349
<i>Rhinoceros unicorn.</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—n	gegs.	1	45a
<i>Diceros bicornis</i>	♀	♂	bek.	dir.	+	n—n	gegs.	2	410

stellte. Ansätze zu ritualisierter olfaktorischer Kontrolle fanden sich bezeichnenderweise beim Zebra und bei der Giraffe, beides Formen, die nach WIRZ (1950) einen sehr geringen Riechhirn-Index innerhalb ihrer Gruppen aufweisen. Deutliche Differenzierungen zu einem höheren Bereich waren in dieser Begegnungsstudie bei den Huftieren nicht festzustellen.

H. Primates.

1. Mongoz-Maki (*Lemur mongoz*) Protokoll 287:

W.Beg. A: 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv. ♂. B: 1 ♀: Z.G.B. 6.8.1953. 1006 h. Bemerkungen: B wurde am 3.8.1953 von der Gruppe isoliert. Rangordnung der Halbaffen: An erster Stelle ein ♀ (Mutter von B und juv. ♂), dann nacheinander das gelbe ♂, das weisse ♂, B, das alte ♀.

B springt gleich nach dem Einlassen am Gitter hoch.

1007 Die Mutter sucht B dort auf: gegenseitiges Riechen und Lecken am Kopf (Nase, Wangen und Hals), unter u-u-u-Lauten von B. Keine sichtbaren Veränderungen der Mimik.

1008 Die beiden ♂♂ kommen herbei, beschnupern den herabhängenden Schwanz an der Spitze, wobei B ruhig bleibt. Darauf beriecht das 1. ♂ das Genitale von B, wonach B dieses ♂ kurz an der Wange leckt.

1009 Wieder leckt B dieses ♂ am Kopf, das diesmal erwidert. Gleich darauf findet nochmals gegenseitiges Lecken am Kopf zwischen dem 1. ♀ A und B statt.

1010 Gegenseitiges Lecken mit dem 2 ♀ A.

1011 Das 1. ♀ A markiert am Gitter. B geht im Käfig herum, beide ♂♂ folgen.

1014 Das 1. ♀ A markiert am Gitter.

1028 Das 1. ♀ A markiert am Türpfosten.

1036 Erneute Begegnung zwischen dem 1. ♀ A und B, diesmal am Boden. B hält dabei den Kopf tief, den Analpol hoch in die Luft, den Schwanz über den Rücken geschwungen. Die Tiere lecken sich gegenseitig am Maul.

Diskussion: Diese Reaktionen auf den Artgenossen unterschieden sich in folgenden Punkten grundlegend von denjenigen der echten Affen:

1. Die sofortige Reaktion und Kontrolle olfaktorischer Art durch das Leittier.

2. Die Beanspruchung des Kopfgebietes (♀) sowie des Genitalpoles (♂) für diese Kontrolle (Kontrolle der Brunftphase).

3. Das Ausbleiben einer Inferioritätsreaktion des Tieres B, trotz einer rangordnungsartigen Gliederung der Sozietät.

4. Begegnung mit sämtlichen Tieren der Gruppe (ausgenommen das Jungtier).

5. Das häufige Markieren durch das Leittier.

6. Das Fehlen von mimischen Ausdruckserscheinungen.

Es konnten keinerlei Ausdrucksmöglichkeiten des Schwanzes festgestellt

werden. Ferner gelang es nicht, Pupillenveränderungen mit dem Verhalten der Tiere in Beziehung zu bringen.

2. Katzenmaki (*Lemur catta*) Protokoll 428:

W.Beg. A: 2 ♂♂, 2 ♀♀ B: 1 ♀, 1 juv. ♂. Z.G.Z. 8.9.1954. 1455 h. Bemerkungen: B lebte seit der Geburt des Jungen von der Gruppe getrennt. Nun wird die Zwischentüre geöffnet, sodass 2 Käfige zur Verfügung stehen. B fehlt die Hälfte des Schwanzes.

Gleich zu Beginn setzt sich B hin und reibt die verstümmelte Schwanzspitze zwischen den Handflächen.

1456 Das 1. ♂ A kommt aus seinem Käfig herüber und nähert sich dem ♀ B: beide lecken und beriechen sich gegenseitig an Nasen und Backen. Es befindet sich auch schon ein 2. ♂. A im Käfig. Anschliessend begibt sich das ♀ B in den für es noch fremden Käfig und markiert sofort an die Wand. Im Laufe der Beobachtungszeit markierte das ♀ B gegen 20 mal an 3 verschiedene Stellen. Das 1. ♂ A zeigte inzwischen ein eigentümliches Verhalten mit seinem Schwanz, das in der Folge nur bei ihm beobachtet werden konnte (siehe Diskussion). Diese Bewegung wurde oft mehrmals hintereinander wiederholt, zuweilen auch auf beiden Schultern alternierend.

1459 Das 1. ♂ A markiert im Käfig des ♀ B.

1501 Das 1. ♂ A richtet sich gegen das Junge B und zeigt eine zweite sonderbare Bewegung, das Schwanzschlagen (siehe Diskussion). Das ♀ B ist beinahe ständig mit Markieren beschäftigt. Wenn das ♂ A dem Jungen B zu nahe kommt, so wird letzteres von seiner Mutter kräftig verteidigt. Jedesmal ergreift sodann das ♂ A die Flucht.

1505 Das ♀ B leckt eines der ♀♀ A genital.

1509 Das ♀ B beschnuppert und beleckt das 2. ♂ A an der Nase.

1512 Das 1. ♂ A schlägt seine Schwanzspitze in der Richtung des ♀ B.

1516 Das 1. ♂ A bearbeitet mit seinen Handflächen einen vorstehenden Aststumpf.

1517 Das Junge B greift das 1. ♂ A heftig an, allerdings im Schutze seiner Mutter.

Diskussion: Eine weitgehende Uebereinstimmung des spezifischen Kontrollverhaltens mit demjenigen der Mongoz-Maki zeigte sich in den Begegnungen von *Lemur catta* (Protokolle 428, 430, 431). Als primäre Reaktion konnte wiederum Riechen und Lecken an Nase und Wangen notiert werden. Auch diese Spezies zeichnete sich durch sehr intensive Markierungstätigkeit, vor allem der ♀♀, aus.

Eine grosse Diskrepanz zwischen den beiden Arten ergab sich jedoch in der Schwanzfunktion. Der auffallende, äusserst kontrastreich gefärbte Schwanz von *Lemur catta* erwies sich als Instrument im sozialen Verkehr (Drohverhalten), wie auch als Zeremonialorgan mit bis jetzt noch nicht näher bekannter Bedeutung.

Die Erscheinung des Drohverhaltens zeigte folgende Merkmale: Das 1. ♂ A (nur dieses führte diese Bewegung aus) beugte sich vorne etwas nieder und senkte den Schwanz weit über den Rücken nach vorn. In dieser Haltung vollführte es mit dem distalen Drittel des Schwanzes, das sich ungefähr 10 cm über dem Kopf befand, schnelle Wipp-Bewegungen in senkrechter Richtung. Bezeichnend für dieses Verhalten war die Tatsache, dass dieses

Schwanzschlagen stets gegen ein bestimmtes Individuum gerichtet war. Wir sprechen somit von einer gerichteten Ausdruckshandlung.

Als Zerebralorgan diente der Schwanz demselben ♂ in der folgenden Verhaltensweise: es setzte sich hin, drückte den Schwanz zum Teil aktiv, zum Teil mit den Händen über eine Schulter, bildete mit den Armen eine kreisrunde Öffnung und zog den Schwanz durch dieselbe wieder heraus. Dabei streifte dieser erst über die Schulter, glitt dann eng an der Wange vorbei, um schliesslich unter Berührung der Unterarme nach aussen zu gelangen. Seltener wurde der Schwanz durch die Hände gezogen. Das Entlangziehen des Schwanzes an den Unterarmen könnte auch mit den sich in dieser Region befindenden Hautdrüsengruppen in Beziehung gebracht werden (FIEDLER, 1955, p. 239).

Als auffälliges optisches Organ übernimmt hier der Schwanz gewisse Funktionen im visuellen Bereich und zwar in einer Artgruppe, die starke Merkmale olfaktorischer Lebensweise zeigt. Das beschriebene Verhalten deutet somit auf eine höhere Stufe von Halbaffen hin, in der sich bereits eine Tendenz zum optischen Sozialverkehr abzeichnet.

Die beiden Bilder (Tafel V, Abb. 2 und Tafel VI, Abb. 1) demonstrieren die erste naso-nasale Kontaktnahme und eine naso-genitale Kontrolle.

3. Javaneraffe (*Macaca irus*) Protokoll 373b:

W.Beg. A: eine Herde von gegen 30 Affen sämtlicher Altersstufen. B: 1 ♀. Z.G.B. 13.II.1953. 0848 h. Bemerkungen: B wurde am 9.II.1953. von der Herde getrennt. Stellung von B in der Rangordnung der ♀♀: starkes, gesundes ♀, ca an 4-6 Stelle. B wird allein den Hauptkäfig betreten, dann wird die Zwischentüre geöffnet und es der Herde freigestellt sich B zu nähern.

Ein handzahmes ♀ kommt als erstes Tier, weicht aber vor B zurück, nachdem es sich bis auf 20 cm genähert hatte. Gleich darauf kommen ein paar halbwüchsige Affen, beriechen B ungehindert genital. B erwidert nicht.

0850 Das zahme ♀ kommt abermals, greift B diesmal an. Einige ♀♀ schliessen sich dem Angriff an, sodass B eine Demutstellung einnimmt: Tiefhalten des Kopfes, dazu Zungenschmalzen und Mimik wie Abb. 10 C. Hierauf erklettert B einen Ast.

0853 Der Leitaffe setzt sich auf den unteren Teil desselben Astes. Einen Moment blickt das ♂ A nach B, worauf B auf das Wandbrett hinüberspringt. A springt nach und nähert sich B. B duckt sich, hält den Kopf tief, den Schwanz von dem hochgehaltenen Analpol über den Rücken gebogen. A ergreift sogleich den Schwanz von B, zieht ihre Genitalregion in Nasenhöhe und beschnuppert sie (vergl. auch Abb. 1).

0854 A besteigt B kurz demonstrativ (ohne Erektion). Gleich darauf beteiligt sich B ungehemmt und weitaus am aktivsten am Hetzen und Verfolgen rangtiefer Tiere.

0906 Einige Jungtiere beriechen B ungehindert am Mundwinkel.

Diskussion: Hier, sowohl als auch in den Protokollen II und 399 konnte festgestellt werden, dass ein Sozietätsmitglied auf der sozialen Stufenleiter proportional der Trennungsdauer sinkt. In diesem Fall hatten

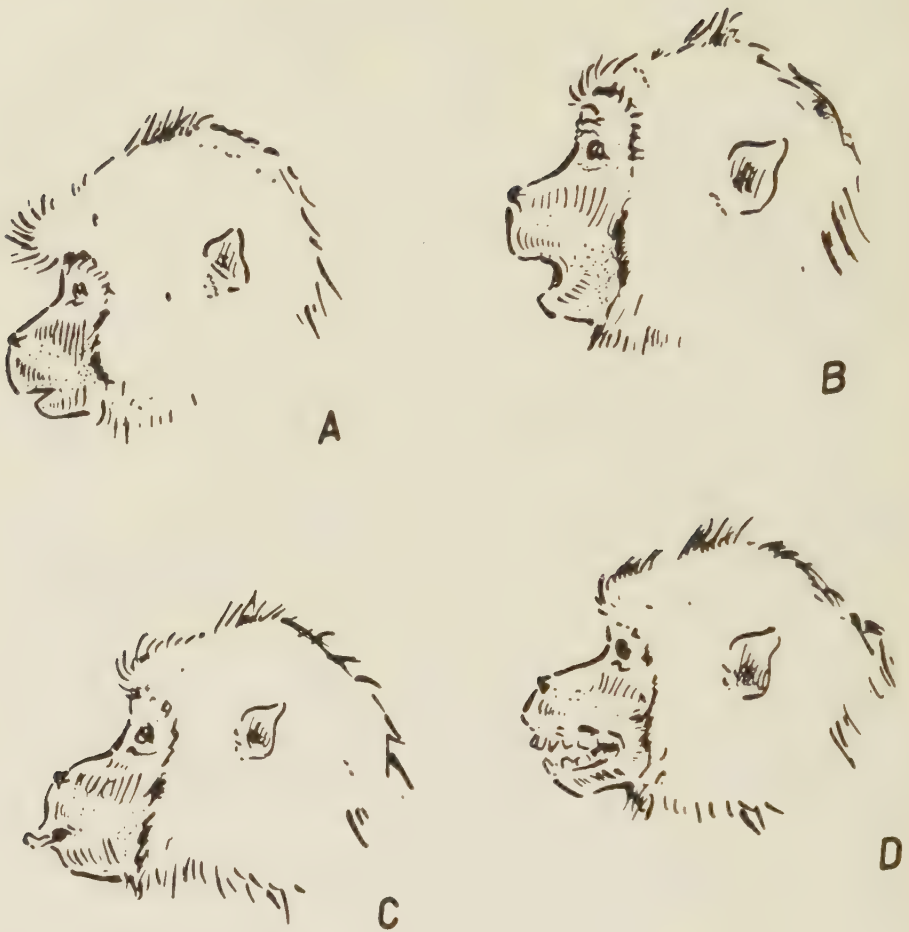


Abb. 10. Ausdrucksstudien von Affen (*Macaca irus*). Fixierte Momente aus Bewegungsabläufen. A: Normalausdruck eines ranghohen Tieres. Die Augenbrauen sind stark nach vorne gezogen; B: Drohung (auf Distanz) Verbunden mit ruckartigen Fixierbewegungen. Sphincterartiges Rundziehen der Lippen über die Zähne, Augenbrauen stark zurückgezogen, sodass die weiße Partie um die Augen sichtbar wird. Ohren ebenfalls zurück; C. Unterwürfiges Kontaktsuchen. Schmalzen oder Schnattern der Lippen, häufig mit rhythmischem Vorstrecken der Zungenspitze verbunden, Augenbrauen zurückgezogen; D: Angstschrei. Kiefer beinahe geschlossen, Zähne stark entblösst. Der Ausdruck kann auch ohne Lautgebung (schrilles Kreischen) erfolgen, als blitzschnelle Grimasse.

vier Tage der Trennung genügt, um B zu veranlassen, vor ehemals weit unterlegenen Individuen Unterwürfigkeit zu zeigen.

Bezeichnend war auch die Reihenfolge der sich nähernden Tiere. Als zahmes Individuum glaubte das ♀ A in Gegenwart eines Menschen besondere Rechte zu haben. Entscheidend und von allen anderen massgebenden Herdengliedern erwartet war die Kontrolle des Alpha-Tieres. Erst diese naso-genitale Kontrolle und das anschliessende demonstrative Aufsteigen brachten B anscheinend wieder an ihre normale Stelle im Herdenverband zurück.

4. Wanderu (*Macaca silenus*) Protokoll 8:

E.Beg. A: 1 ♂, 4 ♀ ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 27.11.1951. 1445 h. Bemerkungen: Rangordnung der Affen: Alpha = das grösste ♀, Beta = ein etwas kleineres ♀, Gamma = das ♂ etc. B ist von der Grösse des ♂ A, beide sind aber kleiner als das Alpha-Tier.

Beim Erscheinen von B im Käfig fliehen alle Tiere A sofort nach oben, doch auch B versucht, sich in der Höhe zu verbergen. B schreit schrill, mit entblösten Zähnen, aber beinahe geschlossenen Kiefern (vergl. auch Abb. 10 D): extremste Zeichen der Angst. Die Tiere A haben inzwischen die Situation erkannt, kommen herunter, drohen gegen B, vor allem das 1. ♀ A. Dieses ♀ macht auch zuweilen Intentionsbewegungen zur Verfolgung von B.

1455 Das Drohen des 1. ♀ A lässt etwas nach. Die übrigen Tiere A verhalten sich nun passiv, hocken eng beisammen. B hängt zuoberst am Gitter, wagt sich nicht herunter.

1504 Es erscheinen fütternde Besucher. Alle Tiere A gehen ans Gitter über dem Boden (der Ausnahmesituation entsprechend nicht auf den Boden selbst) und nehmen Futter.

1528 Das 1. ♀ A klettert zu B hinauf. Es nähert sich B von unten und beschnuppert die in dieser Richtung präsentierte Anal-Genital-Partie. B lässt dies geschehen, ohne seine Stellung zu verändern. A entfernt sich, niemand kümmert sich sonst um B.

Diskussion: Als typische Baumbewohner reagierten diese Affen auf eine plötzliche Gegenüberstellung durch Flucht in die Höhe. Die Tiere standen in ausgesprochen optischem Kontakt, d.h. anfangs wurde eine bestimmte Distanz nicht überschritten, um eine olfaktorische Kontrolle vorzunehmen. Hauptinitiant war auch hier das Leittier.

Es wurde in der für Makaken charakteristischen Weise gedroht: Augenbrauen weit zurückgezogen, Lippen zu einem O geformt (Zähne nicht sichtbar), ruckweises Fixieren (vergl. auch Abb. 10 B). Dazu die entsprechenden Grunzlaute.

Erst nach einer Zeitspanne von 43 Minuten erfolgte die erste olfaktorische Kontrolle durch das Alpha-Tier: naso-genital. Keines der anderen Tiere A wagte es, vor dem 1. ♀ A einen Kontrollversuch an B zu unternehmen.

5. Babuin (*Papio cynocephalus*) Protokoll 143:

W.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀. B: 1 ♀. Z.G.B. 22.12.1952. 1440 h. Bemerkungen: B wurde seit dem 16.11.1952 im vollkommen abgetrennten Nebenkäfig gehalten. Nun wird die Zwischentüre geöffnet.

Gleich nach dem Öffnen der Türe erscheint das ♂ bis zum Kopf, kommt aber nicht in den Raum von B, sondern schnalzt nur mit der Zunge. Da hält B den Kopf schräg und grunzt, worauf das ♂ ebenfalls grunzt und sich zurückzieht.

1442 B geht in den Hauptkäfig.

1444 B tritt auf das ruhig dastehende ♂ zu, fasst es unter Grunzen am Penis. Dabei präsentiert B den Genitalpol, den das ♂ kurz beriecht.

1445 B begibt sich zum (älteren) ♀ A, duckt sich vorne nieder, hält den Kopf schief, schnalzt mit der Zunge. Anschliessend beginnt B, dem ♀ A das Fell abzusuchen.

1452 B bietet dem ♂ den Genitalpol wie vorhin, ohne Ergreifen des Penis. B geht dabei frontal auf das ♂ zu, an ihm vorbei und, als das Hinterteil von B auf der Höhe seiner Nase ist, dreht B dieses gegen das ♂. Das ♂ fasst nach dem Genitale des ♀, (beide grunzen), und beschnuppert es. Hier verhält sich B passiv. Anschliessend untersucht B das Fell des ♂.

1518 Das ♂ bestiegt demonstrativ das menstruierende ♀ A. B reagiert darauf sehr heftig, springt dem ♀ A knurrend nach.

Diskussion: Da die Tiere in Stimm- und Geruchsführung zu einander standen, wussten sie um die gegenseitige Anwesenheit. Wohl aus diesem Grund war die Reaktion eine sofortige. Die Tatsache, dass das ♀ B die Initiative zur Kontaktaufnahme ergriff, spricht für ein unmittelbares Wiedererkennen.

Auch hier bezog sich die Beschnupperung ausschliesslich auf den Genitalpol. Trotz des offensiven Verhaltens des ♀ B zeigte dieses die typische Inferioritätsreaktion.

Die Begegnung mit dem ♀ A wurde von B durch das kontaktsuchende Zungenschmatzen eingeleitet. Beim ♂ sah ich dieses Schmatzen nur im sexuellen Verkehr. Indirekte Merkmale wurden nicht beachtet.

6. Mandrill (*Papio sphinx*) Protokoll 396:

E.Beg. A: 1 Paar. B: 1 Paar: Z.G.B. 13.1.1954. 0942 h. Bemerkungen: Alle 4 Tiere sind juvenil: ca 1½ Jahre alt, die beiden A etwas stärker als die B. Bei A dominiert das ♀, bei B das ♂. Zuerst wird das ♂ B zu den A eingelassen, etwas später die Zwischentüre geöffnet.

Das ♂ A geht direkt auf das eintretende ♂ B zu, präsentiert andeutungsweise die Analseite, das Maul geöffnet, fasst sodann dem ♂ B in die Haare des Hinterkopfes. Die Mundwinkel von A sind in den oberen Partien emporgezogen.

0944 Beide A koten und harnen zugleich.

0946 Das ♂ A steigt kurz demonstrativ auf B. Hinterher beisst das ♀ A dem ♂ B nach einem spielerischen Geplänkel in den Rücken. B präsentiert jedesmal bei dem Nahen eines A, versucht jedoch deutlich, ins Spielerische abzulenken.

0949 Die Zwischentüre wird geöffnet. Das ♂ B geht sofort hinüber zum ♀ B.

0950 Beide A kommen herüber. Die Begegnung mit dem ♀ B ist in erster Linie eine optische mit Intentionsbewegungen zum Beriechen von Nase und Maul des ♀. Dieses präsentiert sehr unterwürfig.

0951 Das ♂ A beriecht den Analpol des ♀ B, welches den Hinterteil geradezu aufdrängt: es geht rückwärts am Ast empor und streckt dem ♂ die Genitalregion kurzerhand ins Gesicht. Dabei ist der kurze Schwanz über den Rücken gebogen.

0953 Beide A sind wieder in ihrem Käfig.

0954 Die Tiere A koten gleichzeitig.

Diskussion: Bei diesen noch jungen Tieren wiesen die Reaktionen einen stark spielerischen Aspekt auf. Bemerkenswert war die beinahe augenblickliche Entleerung der beiden Tiere A. Die Inferioritätsreaktion der Affen B entsprach in grossen Zügen derjenigen der bisher behandelten Primaten, besonders von Babuinen. Eine Eigentümlichkeit in der Maulstellung zeigten die Tiere A, später auch B: In hauptsächlich spielerischen Situationen zogen sie die Mundwinkel derart in die Höhe, dass die Öffnung von der Seite gesehen eine dreieckige Form annahm (mit dem spitzen Winkel vorne). Eigentliche Kontrollen fanden sozusagen nicht statt, doch wies immerhin die Anal-Genital-Region gewisse Valenzen auf. In besonders übertriebener Weise präsentierte das etwas schwächliche ♀ B diesen Körperpol den Affen A gegenüber.

7. Gorilla (*Gorilla gorilla*) Protokoll 425:

E.Beg. A: 1 ♀. B: 1 ♂. Z.G.B. 7.10.1954. 0759 h. Bemerkungen: Seit dem 16.9.1954 befindet sich zwischen den Käfigen der Affen ein Gitterschieber, durch welchen schon eine bestimmte Beziehungsnahe stattgefunden hat. A bot beispielsweise dem ♂ kleine Partikel auf der Fingerspitze an. Nun wird der Schieber hochgezogen, sodass die Affen über zwei Käfige verfügen. A: ca 9 Jahre alt, B: ca 5 Jahre.

Wenige Sekunden nach dem Entfernen des Gitters begibt sich A in den Käfig von B: beide Affen stehen sich auf einer Distanz von 2 m gegenüber, doch nur während einiger Augenblicke. A erklettert alsdann einen Ast, B bleibt am Boden.

0804 A legt sich auf den Boden (Rückenlage). Beide Tiere bewegen sich langsam, mit stark eingezogenem Kreuz.

0807 A zieht sich in den ♀-Käfig zurück. B folgt bis zur Türe, schaut hindurch. In diesem Moment versetzt A dem ♂ eine leichte Ohrfeige und beriecht hinterher die betreffende Hand. Als A wieder in den ♂-Käfig kommt, läuft B davon.

0810 A fischt sich aus dem Ablaufgraben Kot des ♂, dreht diesen in den Fingern herum, beschnuppert ihn. Anschliessend erhält B von A einen Schlag auf den Rücken. A kratzt sich etwas später die Hände. Danach läuft A dem ♂ nach und gibt ihm Streiche auf den Hinterkopf und den Rücken.

0816 B wagt sich zum ersten Mal in den ♀-Käfig.

0817 B zieht sich wieder in seinen Käfig zurück. A beriecht unterdessen abermals Kot des ♂.

0818 Beide Affen setzen sich einander gegenüber, halten für einen Augenblick die Gesichter frontal zusammen. Nach kurzem Abwenden umarmen sie sich so, dass jedes den Kopf auf des andern Schulter legt. Hierauf bückt sich A und beschnuppert die Genitalregion von B. Schliesslich legt sich A nieder, B darüber: gegenseitige olfaktorische Genitalkontrolle.

0830 B spielt im ♀-Käfig mit dem Gummiball des ♀.

0836 Beide Affen entblössen die Zähne. Zum ersten Mal berühren sie sich gegenseitig mit dem Gesicht.

0843 B klettert erstmals seit Beginn der Konfrontation am Gitter hoch.

0900 B trommelt sich auf die Brust.

Diskussion: Wir können bei dieser Begegnung die Reaktionen deutlich gliedern in optische Beziehungen, taktische und olfaktorische. Es

bleibe jedoch dahingestellt, ob das Protokoll als typisch angesehen werden darf, da sich u.a. juvenile Balgereien mit adultem Verhalten vermischten. Als primäre Reaktion stellten wir optische Beziehungen fest: „optisches Abtasten“. Darauf folgte die erste Berührung mit anschliessender olfaktorischer Kontrolle der Hand. Dass der olfaktorische Anteil am Begegnungsverhalten nicht etwa gering ist, zeigten auch die eigenartigen Beziehungen zum Kot. Hier haben wir allerdings eine deutliche Gefangenschafts-Reaktion vor uns. Eine Aktion mit gleichzeitiger Beteiligung beider Tiere erfolgte erst nach 20 Minuten in Form einer Annäherung der Gesichter, bei der man den Gedanken, dass es sich um eine rituelle Kontaktnahme handelte, immerhin in Erwägung ziehen muss. Eigentümlicherweise war erst danach eine olfaktorische Genitalkontrolle zu verzeichnen. Die Initiative dazu ging vom stärkeren Tier aus (♀), verwandelte sich aber anschliessend in eine Aufforderung zur Kontrolle.

Alle aufgezählten Reaktionen sind mit einiger Vorsicht hinzunehmen, vor allem was ihre Interpretation, zB. der chronologischen Reihenfolge betrifft. Wir halten jedoch als Ergebnis immerhin fest, dass diesen Affen eine grosse Fülle von Möglichkeiten der Beziehungnahme offensteht, die uns einen Vergleich mit anderen, niedereren Kontaktformen beinahe unmöglich macht.

8. Schimpanse (*Pan satyrus*) Protokoll 423:

W.Beg. A: 1 ♂. B: 1 ♀. Z.G.B. 25.9.1954. 1032 h. Bemerkungen: Das ♀, welches mehrere Jahre mit A zusammenlebte, wurde am 16.8.1954 zu einem fremden ♂ gebracht. Dieses Protokoll beschreibt die Wiedervereinigung der beiden Affen nach einer 40-tägigen Trennung. A: ca 10 Jahre alt, B: ungefähr 15 Jahre.

Sofort nach dem Hochziehen des Schiebers laufen beide Affen auf einander zu, halten für eine Sekunde ihre Gesichter frontal zusammen. Nach der anschliessenden Distanzierung setzt sich B am Gitter nieder, während A mit seinem Pneu spielt.

1035 A wendet sich in Erektion nach dem ♀, B weicht jedoch aus, frisst an einem Ast. A kommt aber herbei und beriecht B am Mundwinkel. Darauf entfernt sich A.

1048 A beriecht B genital, krault B an der Nase und im Augenwinkel, schliesslich nochmals genital. Hinterher beriecht A die Finger.

1055 A krault B hinter dem Ohr, im Gesicht, genital, wieder im Gesicht, leckt und beschnuppert B am Auge.

1103 Es wird von aussen her Futter gereicht. Im Moment, wo A nach etwas greift, fährt B auf das ♂ los, sodass dieses unter lautem Schreien flieht. B verfolgt A zähnefletschend, setzt sich sodann auf das Wandbrett. A tobt im Käfig umher, schmeisst seine Spielzeuge an die Wand.

1109 Der Schieber wird hochgezogen. A begibt sich in den Nachbarkäfig, kommt zurück, holt seinen Pneu und verschwindet endgültig.

Diskussion: Die Raschheit, mit der sich die erste Kontaktnahme vollzog, spricht für ein sofortiges optisches Wiedererkennen der beiden

Affen. Bei der schon vom Gorilla als zeremoniale Begrüssungshandlung vermuteten Annäherung der Gesichter handelt es sich mit ziemlicher Sicherheit nicht um eine olfaktorische Kontrolle.

Erst nach 17 Minuten gelangte das ♂ zu einer naso-genitalen Kontrolle. Die vorausgegangene naso-orale Beschnupperung kann mit dem gleichzeitigen Fressen des ♀ in Zusammenhang gebracht werden. Bei der eigentlichen Fütterung trat die ehemalige, die noch nicht völlig geschlechtsreifen ♂ kennzeichnende Ueberlegenheit des ♀ sofort wieder zutage, sodass sich A zurückziehen musste.

Die sozialen Beziehungen dieser Affen beschränkten sich nicht nur auf ganz bestimmte Kontaktpunkte, sondern hier überblicken wir wiederum den nur hochevoluierten Formen eigenen Reichtum der Möglichkeiten. Vor allem sind es hier die optischen und taktischen Beziehungen in ihren vielseitigen Kombinationen, die zu gleicher Zeit eine Fernwelt erschliessen und umfassen, sowie eine Fülle neuer Formen des Körperkontaktes schaffen.

Zusammenfassung III: Primaten.

1. Verhalten gegenüber dem Individuum.

a) Die direkte Kontrolle — Bei sämtlichen Erst- und Wiederbegegnungen von Primaten stellte eine direkte Kontrolle den primären Kontakt zwischen den Individuen her (fragliche Ausnahme: *Gorilla*). Dabei handelte es sich bei den höheren Affen durchwegs um eine naso-anale oder naso-genitale Beschnupperung, während die Halbaffen den Körperkontakt durch gleich-

TABELLE III.

Primärreaktionen von Primaten (olfakt.)

ART	A	B	bekannt oder unk.	1. Reaktion		Kontaktweise			
				Kontrolle	Markieren	Kontakt	Wer an wen	Zeit in Min.	Protokoll N°
<i>Lemur mongoz</i>	♀	♀	bek.	dir.	+	n—n	gegs.	1	287
<i>Lemur catta</i>	♂	♀	bek.	dir.	+	n—n	gegs.	1	428
<i>Macaca irus</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	6	373b
<i>Macaca silenus</i>	♀	♂	unb.	dir.	—	n—a	♀ → ♂	19	8
<i>Papio cynocephal.</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—g	♂ → ♀	4	143
<i>Papio sphinx</i>	♂	♀	unb.	dir.	—	n—a	♂ → ♂	1	396
<i>Pan satyrus</i>	♂	♀	bek.	dir.	—	n—o	♂ → ♀	4	423
<i>Gorilla gorilla</i>	♀	♂	unb.	ind.	—	n—g	♀ → ♂	19	425

zeitiges Riechen und Lecken an der Nase herstellten. Der Sonderfall der Anthropomorphen wurde in den betreffenden Diskussionen besprochen und als vorderhand noch nicht erklärbar befunden. Die wenigen Beispiele erlauben nicht, auf eigentliche Regelmässigkeiten jetzt schon hinzuweisen. Es kann an dieser Stelle nur eine Richtung gezeigt werden, nämlich dass sich bei den Affen eine Tendenz zur Reduktion der olfaktorischen Körperkontrolle abzeichnet, zugunsten optischer Beziehung. Dieser Weg führt von den Halbaffen über die niederen zu den höheren Affen.

b) Die Mimik — Im Verlaufe dieser Begegnungsstudien an Primaten fielen eine Reihe von spezifischen, gerichteten Ausdruckshandlungen auf. WOERNER (1940) zeigt uns am Beispiel des Schnatterns von Affen, wie anhand einer Analyse von Filmaufnahmen der unerhört komplexe Charakter einer solchen Ausdruckserscheinung dargestellt werden kann. Hauptsächlich beteiligt am Ausdrucksgeschehen sind in mimischer Hinsicht der Mund (Lippenmuskulatur) und die Kopfhaut, verbunden mit den Augenbrauen und, etwas weniger intensiv, auch mit den Ohren. Den Zähnen ist ein gewisser Demonstrationswert zugeordnet, der je nach dem, ob sie mit geschlossenen oder mit geöffneten Kiefern entblösst werden, extrem verschiedene Bedeutung haben kann (zB. Angstschrei — Drohgähnen).

Ich habe aus der Fülle der Ausdrucksstrukturen drei wesentliche Fälle herausgegriffen und sie dem Normalausdruck gegenübergestellt (Abb. 10). Dabei ist zu berücksichtigen, dass es sich stets um einen fixierten Moment handelt, herausgerissen aus einem sehr komplexen Ausdrucksgeschehen. Bei den Halbaffen waren keine nennenswerten mimischen Veränderungen festzu tellen.

2. Raumbezogenheit des Verhaltens.

a) Die indirekte Kontrolle — Nur in einem Fall der von mir beobachteten Affen-Begegnungen war eine Andeutung zur indirekten Kontrolle zu notieren, beim Gorilla. Alle übrigen Begegnungen wiesen keinerlei Beziehungen der Primaten zu indirekten Merkmalen nach. Selbst Halbaffen, welche ein intensives Verhältnis zum Territorium haben, betätigten sich niemals in dieser Weise.

b) Das Markieren — Meines Wissens ist von den höheren Affen keinerlei olfaktorisches Markierungsverhalten bekannt, wohl aber bei den Prosimiern. Letztere zeichneten sich denn auch durch intensive Markierungstätigkeit sowohl der ♀ ♀ als auch der ♂ ♂ aus. Ich vermute, dass der Markierungsakt zudem einen gewissen sozialen Demonstrationswert besitzt. Das inferiore ♀ A von *Lemur mongoz* wurde von B vielfach schon dann am Markieren gehindert, wenn es entsprechende Intentionsbewegungen ausführte.

Zwei wichtige Punkte müssen für die Affenbegegnungen allgemein hervorgehoben werden: Einmal der grosse Anteil an optischem Kontakt im Begegnungsverhalten und ferner die überwiegende naso-genitale Kontrolle unter weitgehender Ausschaltung der naso-nasalen.

2. VÖGEL

Es folgen hier 4 typische Protokolle von Begegnungen zwischen artgleichen Vögeln. Die Ergebnisse weiterer Protokolle sind in der Uebersichtstabelle (Tabelle IV) zusammengefasst.

1. U h u (*Bubo bubo*) Protokoll 139:

E.Beg. A: 3 Tiere, Geschlecht unbekannt. B: 1 Tier, Geschlecht unbekannt. Z.G.B. 19.12.1952. 1012 h. Bemerkungen: Die 3 Tiere A sitzen ca 140 cm über dem Boden auf einem Ast, eng beisammen. B wird in einer Entfernung von 3 m auf den Boden des Käfigs gesetzt.

B bleibt vorderhand auf dem Boden sitzen, dick aufgeplustert, schaut ab und zu nach den Vögeln A. Diese sind ruhig, blicken abwechselungsweise nach B, alle haben die Federohren aufgerichtet. Die A sind nicht aufgeplustert.

1016 B kotet und fliegt auf einen niederen Ast, sodass die Distanz von A zu B nur noch 2 m beträgt.

1018 2 A koten beinahe zur selben Sekunde.

1019 Ein A fliegt auf einen niederen Ast, 1 m vor B. Beide Vögel machen je einmal „uhu“, A zuerst.

1022 B fliegt zum isolierten A auf dessen Ast und setzt sich neben ihn, sodass sie sich beinahe berühren. A öffnet beim Anflug von B schnell halbwegs die Flügel, bleibt aber am Ort. Immer noch sind alle Tiere A schlank, B dick aufgeplustert. Die Vögel schauen sich sozusagen nie direkt an.

1038 B fliegt zu den beiden oberen A hinauf, der isolierte A folgt B sogleich.

1039 Alle Vögel sitzen ruhig auf den Stangen, B immer noch etwas dicker als die A. Individual-Distanz = 20 cm zwischen den einzelnen Eulen.

Diskussion: Die Eulenbegegnungen (Uhu, Protokolle 139 und 102, Waldohreule, Protokoll 87) zeigten durchwegs eine relativ geringe sichtbare Reaktion der beteiligten Vögel. Einheitlich war bei allen Eulen in der Begegnungssituation die äussere Veränderung: Die Tiere A waren lang und schmal, wogegen die Tiere B in allen Fällen dick und aufgeplustert erschienen. In beiden Uhu-Beobachtungen näherte sich ein Vogel A dem Vogel B und liess ein „uhu“ ertönen.

Bei 2 Eulenbegegnungen entleerten sich die Vögel B gleich zu Beginn, die Vögel A jedoch unregelmässig. Immerhin kann, nach der relativen Häufigkeit zu schliessen, mit der Entleerungen erfolgten, eine Beziehung zwischen Entleerung und Begegnungsaffekt nicht ausgeschlossen sein.

Die Begegnungen haben, ihrem allgemeinen Charakter nach, optische Kontrolle als Hauptbeziehung, eine gewisse Ähnlichkeit mit Raubtierbegegnungen, besonders mit solchen von Feliden.

2. Königsgäuer (*Sarcorhamphus papa*) Protokoll 152:

E.Beg. A: 1 ♂, B: ♀. Z.G.B. 26.2.1953. 1010 h. Bemerkungen: Da die beiden Vögel aneinandergrenzende Käfige bewohnten, hatten sie sich vorher schon gesehen. Dabei hatte das ♂ wiederholt nach dem ♀ gehackt. A sitzt ca 80 cm über dem Boden auf der einzigen Stange im Käfig. B wird auf den Boden gesetzt.

A äugt sehr eindringlich nach B, verfolgt das ♀ ständig mit direkten Blicken.

1011 A springt hinunter, greift B mit Schnabel und Krallen an. Beide Vögel fauchen und zischen. B weicht aus, verteidigt sich nur schwach.

1012 B springt auf die Stange, A folgt sogleich. Beide hocken ruhig nebeneinander, Distanz ca 60 cm.

1014 A macht eine Bewegung, worauf B in Erwartung eines Angriffes abwehrend faucht. Sofort greift nun A wieder an, springt in die Luft und hackt mit Schnabel und Krallen nach B. Die Vögel werden getrennt.

Diskussion: Diese Begegnung stellt den missglückten Angewöhnungsversuch von zwei Vertretern der Vulturidae dar. Als einzige und sofortige Reaktion war ein heftiger Angriff zu verzeichnen, wobei B durch die Enge des Käfigs daran verhindert wurde, sich aus dem Blickfeld des angreifenden ♂ zu entfernen.

3. Marabu (*Leptoptilus crumeniferus*) Protokoll 315:

E.Beg. A: 3 Tiere, Geschlecht unbekannt. B: 3 Tiere, Geschlecht unbekannt. Z.G.B. 26.8.1953. 0727 h. Bemerkungen: Die Vögel A halten sich auf der dem Eintrittsort von B entgegengesetzten Seite einer grossen Wiese auf, mitten in einer Gruppe von einigen Kranichen, verschiedener Kormorane und Kuhreiher, die alle Futter erwarten. (Zusammensetzung der Tierassoziation siehe Seite 67). Die Vögel B werden einzeln eingelassen.

Beim Erblicken des ersten B lösen sich die 3 A von der Vogelgruppe und nähern sich langsam, 2 mit weit ausgespannten Flügeln (Distanz ca 30 m). Sie gehen dem ersten B dem Gitter entlang nach.

0731 B 2 wird eingelassen. Die A stehen nun in der Mitte zwischen B 1 und B 2, blicken von einem zum andern. Die Flügel der zwei A sind wieder geschlossen.

0735 B 3 wird eingelassen.

0736 B 1 und B 2 schliessen sich nach kurzem Zögern zusammen. Währenddem greift B 3 die Vögel A heftig an, sodass alle 3 davonstieben. B 3 verfolgt sie aber nicht weiter, sondern marschiert in der Richtung seiner Genossen.

0738 B 3 schliesst sich seinen Gefährten an. Beide Gruppen halten eng zusammen. (Distanz innerhalb einer Gruppe = 1-2 m, zwischen den beiden Gruppen ca 12 m.)

Von den übrigen Vögeln der Wiese haben ausser 2 Paradieskranichen (*Antropoides paradisea*; Annäherung bis auf 4 m) keine sichtbar auf die Neuankömmlinge reagiert. Die 2 Kraniche entfernten sich von der Vogelgesellschaft ca 15 m in der Richtung der Marabus B, wandten sich aber nach wenigen Minuten wieder zur Gruppe zurück.

Diskussion: Die Reaktion auf die Neuangekommenen war bei den Vögeln A auffallend prompt. Interessant gestaltete sich das Einhalten von zwei verschiedenen Distanzen: der Sozial- und der Individualdistanz. Einerseits suchten die Vögel B sich in die Nähe der Artgenossen A zu begeben,

überschritten aber in ihrer Annäherung einen Abstand von maximal 10 m nicht. Andererseits bestand bei den Vögeln B die unverkennbare Tendenz, sich untereinander so rasch wie möglich zusammenzuschliessen, wobei sie eine auffallend kleine Individualdistanz einhielten.

4. Emu (*Dromiceius n.-hollandiae*) Protokoll 154:

E.Beg. A: 1 ♂, 1 ♀ (sicher ein Paar, doch individuell nicht genau unterscheidbar). B: 1 Tier, Geschlecht unbekannt. Z.G.B. 2.3.1953. 0821 h. Bemerkungen: B dürfte gerade geschlechtsreif geworden sein.

B geht sogleich auf das Paar A zu, diese senken die Köpfe tief, trommeln beide.

0823 B rennt zwischen den beiden A hindurch. Seine Gangart ist schnell und eckig. B trommelt nicht.

0824 B kotet. Gleich darauf richtet sich B gegen einen der A kurz auf, sodass dieser zurückweicht. B läuft bis ans Gitter weiter, sucht einen Ausweg.

0825 Ein A (♂?) greift B am Gitter an, sein Kopf ist nach hinten geworfen, das Halsgefieder maximal gesträubt. A versetzt dem sich nicht verteidigenden B Fusstritte drängt B ans Gitter, pickt ihn an den Kopf. B rennt dabei hilflos am Gitter hin und her, sucht völlig verängstigt nach einem Ausweg.

0827 B steht geduckt still. Da lässt A von ihm ab, kehrt zu seinem Genossen zurück. Sobald sich B wieder rührt, löst er einen neuen Angriff bei demselben A aus, der sofort aufhört, wenn B bewegungslos bleibt.

TABELLE IV.

Primärreaktionen von Vögeln.

ART	A	B	bek. oder unbek.	Entlee- rung		I. Reaktion						Protokoll No
				wer	Zeit in Min.	Angriff		Anschluss				
						—	+	Zeit in Min.	—	Distanz in cm	Zeit in Min.	
<i>Bubo bubo</i>	1?	2?	u.	—	—	—	—	+	20	90	B→A	102
<i>Bubo bubo</i>	3?	1?	u.	B	3	—	—	+	20	11	B→A	139
<i>Asio otus</i>	3?	1?	b.	B	2	—	—	+	40	19	B→A	87
<i>Sarcorhamphus papa</i>	1 ♂	1 ♀	u.	—	—	+	1	—	—	—	A→B	152
<i>Leptoptilus crum.</i>	3?	3?	u.	—	—	—	—	+	150	11	B→B	315
<i>Ciconia alba</i>	1 ♀	1 ♂	u.	—	—	—	—	+	300	6	B→A	141
<i>Grus grus</i>	1?	2?	u.	—	—	—	—	+	350	12	B→A	177
<i>Dromiceius n.-hol.</i>	1P	1?	u.	B	4	+	5	—	—	—	A→B	154
<i>Dromiceius n.-hol.</i>	4?	1?	u.	B	3	+	2	—	—	—	A→B	184
<i>Melopsittacus und.</i>	1 ♂	1 ♀	b.	—	—	—	—	+	5	11	B→A	262
<i>Anas platyrhynchos</i>	1P	1 ♀	u.	—	—	+	1	—	—	—	A→B	420
<i>Anas platyrhynchos</i>	1P	1 ♂	u.	—	—	+	1	—	—	—	A→B	420
<i>Anas platyrhynchos</i>	1P	1 ♀	u.	—	—	+	2	—	—	—	B→A	421
<i>Anas platyrhynchos</i>	1P	1 ♂	u.	—	—	—	—	+	30	2	A→B	421
<i>Bucorvus abessin.</i>	2?	1?	u.	—	—	—	—	+	100	4	B→A	101

Diskussion: In allen drei Fällen von Emu-Begegnungen (Protokolle 154, 165 und 184) schienen die Vögel B von der neuen Umgebung derart eingeschüchtert und verhielten sich so hilflos, dass die anfänglichen normal-spezifischen Reaktionen bald überdeckt wurden. Durch das unsinnige Anrennen ans Gitter und die krampfhaftige Bewegungsweise lösten sie bei den Vögeln A stets ein Verhalten aus, das GOETHE (1939) als das „Anstossnehmen der Vögel“ bezeichnet hat. Damit ist feindliches Benehmen gegen sich abnorm verhaltende Vögel, Artgenossen oder Artfremde, gemeint.

Zusammenfassung IV: Vögel.

Es ging mir hier darum, das Begegnungsverhalten von vier verschiedenen Arten in Form ganzer Protokolle und sechs weiterer Arten in Tabellenform wiederzugeben, um auf die grundlegenden Unterschiede zum Begegnungsverhalten der Säuger hinzuweisen.

Immerhin ergaben sich schon aus den wenigen Beispielen einige interessante Gesichtspunkte, wenn auch eigentliche Regelmässigkeiten recht wenig zu beobachten waren.

Das Kontrollverhalten in der Begegnungssituation erwies sich in erster Linie als optischer Kontakt, sodass von einer Kontrolle nur im weitesten Sinn und im Vergleich mit Säugern gesprochen werden kann. Eine Beziehungsaufnahme mit dem Individuum in Form eines ausgesprochen gesuchten Körperkontaktes liess sich nirgends feststellen, vielmehr bekundete sich das Begrüssungsverhalten im günstigsten Falle durch eine Anschlusstendenz, d.h. in der Annäherung höchstens bis zur spezifischen Individualdistanz. Zu einem Ueberschreiten derselben, wie es beispielsweise in Situationen der Paarung oder der sozialen Aktivität (Hauptpflege etc.) auftritt, kam es indessen nie. Angriff oder Anschluss — dies waren die beiden Hauptformen der beobachteten Reaktionen. Bereits erwähnt wurde das Anstossnehmen der Vögel (GOETHE 1939) beim Emu. Atypisches Verhalten eines Artgenossen wird von vielen Tieren (vermutlich nicht nur von Vögeln) als aufreizend inferiore Haltung bekämpft, gleichgültig, ob der Angegriffene sämtlichen anderen Tieren an Kampfkraft überlegen ist.

Das Lösen der Spannung (Begegnungs-Affekt) zeigte sich besonders bei Störchen, Kranichen und Marabus durch gleichzeitiges oder wechselndes Schütteln des Gefieders, oder Flügelschlagen (LORENZ in TINBERGEN 1940). Eng anliegendes Gefieder bedeutet in der Regel Fluchtstimmung. Bei den Eulen kennzeichnet beispielsweise geradezu das Aufrichten der Federn (HEDIGER 1954) die individuelle Erregung des neueingebrachten Tieres. Beim Uhu sahen wir diese Regel bestätigt. Entleerungen der Vögel, die mit der Begegnungssituation in Zusammenhang zu stehen schienen, waren nur

bei den Eulen und den Emus zu notieren. Es muss vorderhand dahingestellt bleiben, ob der Vogeldarm in ähnlicher Weise auf psychische Veränderungen zu reagieren imstande ist, wie wir es zB. von den Säugern kennen.

Anhangsweise sei erwähnt, dass BOYD (1953) *Anser albifrons* bei Begegnungsstudien auf das Auftreten oder Unterbleiben des Angriffs im Sozialverband untersuchte. Dabei stellte sich heraus, dass meist schon die Initiative zur kämpferischen Auseinandersetzung den Ausgang des Kampfes entscheidet, indem sich die Angreifer scheinbar auf Grund ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Altersgruppe, Familie oder Paar zum Angriff berechtigt fühlten. Eine ernsthafte Verteidigung durch den Bedrohten kam sozusagen nie vor.

3. REPTILIEN

Als Beispiel einer Reptilien-Begegnung sei diejenige der Weichschildkröte aufgeführt. Diese Begegnung darf jedoch nicht als typischer Fall eines Zusammentreffens zweier artgleicher Reptilien angesehen werden, vielmehr stellt sie einen interessanten Einzelfall dar.

1. Weichschildkröte (*Amyda sinensis*) Protokoll 407:

W.Beg. A: Chinesische Varietät, Geschlecht unbekannt. B: Afrikanische Varietät, Geschlecht unbekannt. Z.G.Z. 24.5.1954. 0920 h. Bemerkungen: A Schalendurchmesser ca 45/25 cm, B ca 25/15 cm. Zum ersten Mal wurden die Tiere am 19.5.1954 zusammen gelassen. Im Becken befindet sich ausserdem ein Schwarm Schleien (*Tinca vulgaris*) von ca 30 Individuen (Grösse durchschnittlich 12 cm).

A liegt auf dem Boden halb unter dem Sand, als B auf der Wasseroberfläche abgesetzt wird. B geht sogleich zu Boden, unmittelbar darauf zieht A den Kopf ein. B landet genau hinter A, senkt den Kopf und bewegt die Nase wie riechend am Schalenrand von A. A reagiert nicht. Nach 15 Sekunden wendet sich B ab. Der Schwarm Schleien hat sich beim Einlassen von B zu einem dichten Haufen geschaart. (Der Wärter meldet, dass sich die Fische zu B in einem grösseren Abstand halten, als sie dies normalerweise zu A tun.)

0921 B streckt suchend den Kopf aus, riecht im Sand, macht suchende Kopfbewegungen in die Höhe (u.a. auch in der Richtung der Schleien). A zeigt wieder gleiche Kopfhaltung wie zu Beginn.

0925 B schwimmt an die Oberfläche, atmet, kehrt nach unten zurück, steckt den Kopf in Felslöcher, fährt mit der Nase an Felsen entlang (Riechen?) (Distanz zwischen A und B = ca 40 cm).

0928 A streckt den Hals ca 5 cm länger aus, hält den Kopf in die Höhe, dreht ihn aber nicht nach der Schildkröte B hinter ihr.

0931 B frisst etwas vom Boden.

0933 B nähert sich dem hinteren Schalenrand von A bis auf 10 cm, entfernt sich aber wieder.

0934 A hält nun den Kopf auf dem Sand aufliegend, Hals völlig ausgestreckt, Augen geschlossen. Die Schleien haben die Individualabstände inzwischen wieder verdoppelt.

0937 B nähert sich seitlich dem Kopf von A. A wendet den Kopf nach B, worauf B sich entfernt.

0940 B geht an die Oberfläche, um zu atmen.

0941 A schiebt sich langsam vor, blickt nach B, dreht sich, hält die Nase an den Boden.

0942 A geht atmen (B ist noch oben), stösst dabei unbeabsichtigt an B, worauf sich B sofort nach unten begibt. A geht ebenfalls auf den Grund des Beckens. Unten beriecht B den Platz von A.

0944 A schiebt sich langsam gegen B vor. Auf der bedrohten Seite zieht B sofort die Beine ein und hält ihre Schale so, dass sie senkrecht zum Kopf von A steht. A kommt immer näher, bis ihr Maul nur noch 3 cm von B entfernt ist.

0945 A packt zu, erwischt den seitlichen Schalenrand in der Mitte zwischen den Extremitäten. B dreht sich ab, beisst in den Vorderfuss von A, sodass diese loslässt. In der etwas geöffneten Kloake von B ist eine braune, nadelartige Doppelbildung sichtbar (männliches Kopulationsorgan?).

0949 B geht Atem holen, wird beim Zurückkommen abermals von A angegriffen. Diesmal gelingt es B, das Zuschnappen von A auf das Schalenzentrum abzulenken, wo A abgleitet.

0952 Neuer Angriff. B pariert, geht dann nach oben, um zu atmen.

0955 Dasselbe.

0957 B geht atmen.

0958 Angriff von A. B entweicht, geht atmen.

1000 Dasselbe.

1003 Dasselbe. Nie richtet A die Angriffe nach dem Kopf von B, sondern beisst immer nach derselben Stelle. Zuweilen schwimmt B direkt gegen A, oder um diese herum.

1005 A geht zum zweiten Mal an die Oberfläche, um zu atmen.

Diskussion: Wann die eigentliche Reaktion von A auf B einsetzte, war nicht genau festzustellen. Besonders auffällig waren die Riech-Such-Bewegungen beider Tiere, denn vermutlich kann das eigenartige Gebaren als solche angesehen werden. Wenn es sich tatsächlich um ein Beriechen des Bodens handeln sollte, so wäre dieses Verhalten als indirekte olfaktorische Kontrolle von nicht näher zu bezeichnenden Merkmalen des Artgenossen zu taxieren.

Innert 45 Minuten begab sich B 9 mal an die Oberfläche, um die Atemluft zu erneuern, A 2 mal. Diese offensichtliche Steigerung der Atemfrequenz darf als Zeichen eines besonderen Erregungszustandes in der Begegnungssituation des Tieres B angesehen werden, trotzdem sich B nicht in panischer Angst vor A befand. Normalerweise stieg B ca alle 30 Minuten an die Oberfläche.

Einiges Interesse verdient auch das Verhalten des Schleischwarmes. Die allgemeine Störung, bestimmt aber auch das Erscheinen der neuen Schildkröte, veranlassten die Fische, sich sofort zu einer dichten Gruppe zusammenzuschliessen. Der Abstand der Schleien zu B war, wie ich mich ebenfalls vergewissern konnte, tatsächlich bedeutend grösser, als derjenige zu A.

II. BEGEGNUNGEN ZWISCHEN ARTFREMDEN TIEREN

In diesem Abschnitt werden die Reaktionen einiger Tierarten in der Gegenüberstellung mit artfremden Versuchstieren behandelt. Von den 268 verschiedenen Begegnungen musste eine relativ kleine Auswahl getroffen werden. Es wurde zugleich Wert gelegt auf die Darstellung von eigentlichen Versuchsserien, die ein bestimmtes Problem in sich schliessen. Ferner wurde versucht, gewisse Ähnlichkeiten des Verhaltens mit demjenigen bei Begegnungen mit Artgleichen aufzuzeigen.

A. MIT EINER SCHILDKRÖTE

Es folgen nun einige Begegnungen zwischen verschiedensten Tieren und einer Pantherschildkröte, die das vergleichende Studium des Verhaltens verschiedenartiger Tiere gegenüber einer möglichst artfernen Tierart zum Ziele haben.

I. Tierassoziation und Pantherschildkröte. Protokoll 25:

E.Beg. Z.G.B. 20.6.1952. 0810 h. Die Tiere A: (Die Zahlen 1, 2, 3 etc. entsprechen den Nummern im Schema auf Seite 68):

1. Paradieskranich (*Anthropoides paradisea*); 2 Exemplare.
2. Marabu (*Leptoptilus crumeniferus*); 3 Ex.
3. Wasserschwein (*Hydrochoerus capybara*); 5 Ex.
4. Kormoran (*Phalacrocorax carbo*); 8 Ex.
5. Heidschnucken-Schaf (*Ovis aries*); 10 Ex.
6. Walliser Ziege (*Capra hircus*); 5 Ex.
7. Kronenkranich (*Balearica pavonina*); 4 Ex.
8. Jungfernkranich (*Anthropoides virgo*); 9 Ex.
10. Shetland-Pony (*Equus caballus*); 1 Ex.
11. Paradieskranich (*Anthropoides paradisea*); ein brütendes Paar.

Tier B: Pantherschildkröte (*Testudo pardalis*), $\emptyset = 43$ cm.

Bemerkungen: Die Tiergesellschaft hält sich auf einer Wiese (sog. „Festwiese“, Durchmesser ca 70 m) auf.

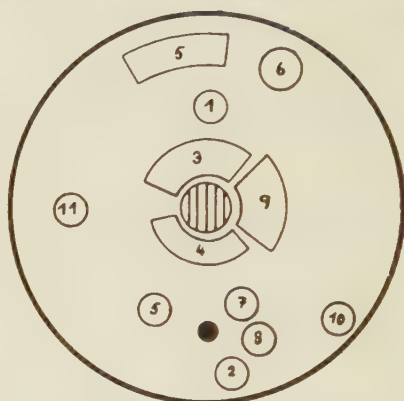
Von der normalen, jeden Tag ungefähr ähnlich anzutreffenden Verteilung der Tiergruppen auf der Wiese ausgehend, wurden in der schematischen Darstellung die durch die Anwesenheit der Schildkröte verursachten Verschiebungen innerhalb der Assoziation wiedergegeben. Diese Verschiebungen und Umgruppierungen wiesen je nach Tierart ausserordentlich starke Unterschiede auf (vergl. Schema, Seite 68).

Die Wasserschweine zB. bewegten sich während der ganzen Versuchsdauer nicht von ihrem angestammten Platz, wogegen die Marabus unter den ersten waren, die sich bei der Schildkröte einfanden und sozusagen als letzte sich intensiv für sie interessierten.

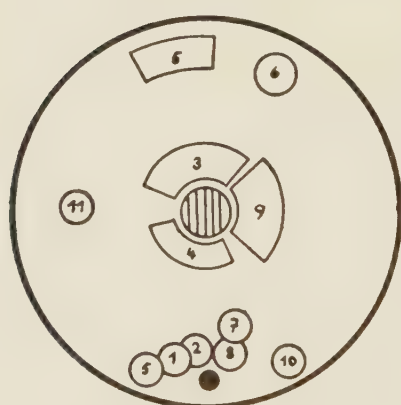
Die Kronenkraniche und die Marabus näherten sich mit weit ausgespannten Flügeln, wahrten jedoch ständig eine Distanz von mindestens 150 cm zu der Schildkröte. Einzelne Jungfernkraniche führten in der Nähe der Schildkröte verschiedene Tanzschritte und -szenen aus. Eines der Heidschnucken-



1. Ausgangssituation



2. Situation nach 10 Minuten



3. Situation nach 30 Minuten



4. Situation nach 50 Minuten

Abb. 11. Begegnung einer Tierassoziation mit einer Pantherschildkröte (*Testudo pardalis*). Verschiebungen der Tiergruppen und der Schildkröte. Bezeichnungen: 1. Paradieskranich; 2. Marabu; 3. Wasserschwein; 4. Kormoran; 5. Heidschnucken-Schaf; 6. Walliser Ziege; 7. Kronenkranich; 8. Jungfernkranich; 9. Kuhreiher; 10. Shetlandpony; 11. Paradieskranich (Brütendes Paar); Ausgefüllter Kreis: Schildkröte; Gestreifter Kreis: Pavillon. Beschreibung im Text.

schafe (adultes ♀) beschnupperte die Schale des Reptils nach mehreren Annäherungsversuchen unter nasaler Berührung.

Als die Schildkröte gegen Ende des Versuches auf ihrem eingeschlagenen

Weg immer mehr in das normalerweise heftig verteidigte Territorium der brütenden Paradieskraniche eindrang, reagierten diese Vögel in keiner Weise. Dies ist um so erstaunlicher, da sie unmittelbar vorher gemeinsam einen der Brutstelle sich nähernden Teil der Schafherde wütend aus ihrem Gebiet vertrieben hatten.

Das Schema führt uns ausserdem eine weitere, interessante Tatsache vor Augen. Einzelne Reaktionen auf eine Veränderung des Tierbestandes innerhalb der Assoziation zeigen uns, wie exakt derartige Eingriffe registriert werden. Das bedeutet ein augenscheinliches und auffälliges Interesse an Vorgängen, die ausserhalb der spezifischen Umwelt liegen. Besonders das letzte Bild der schematischen Darstellung dokumentiert dieses Interesse vieler Tiere an dem Treiben einer Tierart, die in ihrer Gestalt sehr weit von den arteigenen Merkmalen entfernt ist.

2. A: Damhirsch (*Dama dama*); B: Pantherschildkröte (*Testudo pardalis*) Protokoll 62:

Z.G.B. 11.8.1952. 0734 h. Bemerkungen: A ist eine Herde von 12 adulten ♀♀, 5 Jungen (durchschnittlich 2 Monate alt) und 2 adulten Böcken im Bast. B: wie oben. B wird in den Käfig der Hirsche gestellt, worauf sie sich sofort in Schutzstellung zurückzieht.

Unmittelbarer und enger Zusammenschluss der Herde. Geschlossen gehen sämtliche Tiere bis auf 2 m an die Schildkröte heran, die 2 Böcke in vorderster Front, die ♀♀ im Mittelfeld und die Jungen mehr im Hintergrund.

0738 Das jüngere ♂ berührt die Schale nasal, gleich darauf auch ein ♀ (Schwanzhaltung normal, Spiegel nicht aufgestellt, Lauscher nach vorne gestellt).

0740 Die Distanzen innerhalb der Herde vergrössern sich etwas. Beide ♂♂ stehen allein auf einer Seite der Schildkröte, der Rest der Herde auf der gegenüberliegenden Seite. Die Schildkröte bewegt sich nicht vom Platz. Sie wird häufig an der Schale berochen. Wenn sie ihr Fauchen hören lässt, macht das sie gerade beschnuppernde Tier einen Luftsprung und flieht ein paar Schritte. Die meisten Hirsche, ausgenommen die Jungtiere, beriechen die Schale mehrmals während längerer Zeit.

0800 Die Schildkröte beginnt sich zu rühren. Auf das Vorstrecken ihres Kopfes reagieren vor allem die ♀♀ sehr stark. Die Herde schliesst sich augenblicklich wieder eng zusammen. Ein ♀ (welches ein Junges führt) sondert sich vom Rudel ab, umkreist die Schildkröte in federndem Stehschritt, den Wedel aufgestellt, ebenso den Spiegel.

0802 Die Schildkröte marschiert. In einer Distanz von 8 m steht die geschlossene Herde. Im Vordergrund halten sich vorwiegend Mütter auf, sie stehen mit lang vorgestrecktem Hals, die Lauscher nach vorne gerichtet. Die ♂♂ befinden sich an der hinteren Peripherie der Herde, wo auch die Jungen in Begleitung einer Mutter anzutreffen sind.

0805 Ein ♀ prellt rasch vor, riecht kurz an der Schale, schmettert dann im Darüberspringen einen Vorderlauf hart auf diese. (Es handelt sich um dasselbe ♀ wie vorhin.) Die Schildkröte zieht sich sofort in Schutzstellung zurück.

Diskussion: In beiden Fällen eines aussergewöhnlichen Ereignisses reagierten die Hirsche mit einer sofortigen Verkleinerung der Sozialdistanz

(vergl. HEDIGER, 1954, p. 138): Beim ersten Erblicken der Schildkröte und den unerwarteten Bewegungen derselben. Die Böcke führten das Rudel in der ersten Situation, zogen sich aber später zurück und überliessen es den ♀ ♀, sich in der 2. Situation mit dem „Feind“ auseinanderzusetzen. Ähnliche Reaktionen lassen sich bei Angriffen auf Hirschrudel, wie es z.B. mit einem am Gitter vorgeführten Hund hier versucht wurde, in den meisten Fällen hervorrufen.

Der Angriff selbst erfolgte in der für Hirsche ebenfalls typischen Weise: Stechschritt, Aufstellen des Wedels und des Spiegels, Schlagen mit den Vorderläufen. Kurz vor dem eigentlichen Schlagen wurden die Lauscher eng nach hinten an den Kopf gelegt. (vergl. auch HEDIGER 1954, p. 259).

3. A: Stachelschwein (*Hystrix cristata*), B: Pantherschildkröte (*Testudo pardalis*) Protokoll 82:

Z.G.B. 26.8.1952. 0750 h. Bemerkungen: A stellt eine Gruppe von 5 adulten Tieren dar. B: wie oben. Zusammenfassung des Protokolls.

Ein dem Wechsel entlang gehendes Tier gewährte die Schildkröte, verliess augenblicklich den Wechsel und ging auf dem direktesten Weg auf diese zu. Unter starkem Sträuben der Stacheln des ganzen Körpers beroch dieses Stachelschwein, sowie nach ihm noch zwei weitere, die Mitte der Schale. Nach 7 Minuten versuchte dasselbe Individuum, die Schildkröte in der Kopfregion mit den Zähnen zu fassen. Dabei war es sehr eigentümlich festzustellen, dass der Nager stets darauf bedacht war, die Kopfseite zu erreichen, obwohl er an den nicht völlig einziehbaren Hinterextremitäten eine viel günstigere Angriffsfläche gehabt hätte. Von dieser Tatsache ausgehend, darf ein Erkennen des Kopfpols an einem ziemlich artfernen Tier angenommen werden, besonders da sich später auch andere Individuen auf diese Weise der Schildkröte näherten.

4. A: Zwergflusspferd (*Choeropsis liberiensis*), B: Pantherschildkröte (*Testudo pardalis*) Protokoll 49:

Z.G.B. 30.7.1952. 0742 h. Bemerkungen: A: ein adultes ♀ mit seinem 11 Monate alten weiblichen Jungen. B: wie oben.

Die Mutter geht unmittelbar, ohne zu zögern und mit vorgestrecktem Kopf auf die sich still verhaltende Schildkröte zu, beriecht eingehend die Schale. Danach versucht sie, in die Schale zu beißen, oder eines der stark eingezogenen Beine zu erreichen.

0743 Das Junge beschnuppert ebenfalls die Schale, macht dieselben Beissversuche. Es wird jedoch von der Mutter weggedrängt.

0744 Das alte ♀ reißt maximal das Maul auf, ohne dass die Gebärde gerichtet ist. Sie wiederholt den Vorgang noch 3 Mal, jedesmal in einer anderen Richtung. Auch das Kleine reißt sein Maul mehrmals hintereinander auf.

0746 Die Mutter wendet sich erneut der Schale zu, die sie mehrmals beschnuppert und mit den Zähnen zu fassen versucht. Nach jeder Einzelbegegnung erfolgt ein- bis mehrmaliges Maulaufreißen. Ebenso verfährt das Junge (Tafel VI, Abb. 2).

Diskussion: Die Hauptreaktion in dieser Begegnung — sowie in den weiteren Begegnungen zwischen männlichen Zwergflusspferden und derselben Schildkröte (Protokolle 50 und 51) — war das eigenartige Maulauf-

reissen. Erste Reaktion der ♂♂ war jedoch bezeichnenderweise stets die Kontrolle des Territoriums mit anschliessendem Markieren. Aber auch schon während dieser Handlungen sperrten die ♂♂ in vollem Laufe zuweilen auffallend ihre Mäuler auf. Verglichen mit der gewöhnlichen Bettelbewegung dieser Tiere verhielt sich die Maulöffnung dort und in unserem Falle wie 1:1,4 (Gemessen an Fotos gleichen Masstabes).

Die Bewegung schien ungerichtet, d.h. unverbindlich nach aussen und trotzdem so zwingend, wie man das etwa vom Flehmen sagen könnte. Sicher ist, dass sie nur in aussergewöhnlichen Situationen auftritt, wie sie sich anlässlich von Begegnungen mit Artgleichen oder Artfernen ergeben.

Abschliessend stellen wir hier fest, dass eine Schildkröte in einem fremden Territorium das Interesse der Tiere zu erwecken vermag und diese dazu veranlasst, sich zu ihr zu verhalten.

B. ZWISCHEN HUFTIEREN

I. A: Damhirsch (*Dama dama*), B: Walliser Ziege (*Capra hircus*) Protokoll 217:

Z.G.B. 11.6.1953. 0752 h. Bemerkungen: A: 12 adulte ♀♀, 2 adulte ♂♂, 1 Jungtier von 7 Tagen. Die ♂♂ befinden sich im Bast (Kolben ca 20 cm lang, Augspross ca 10 cm). B: ein adultes ♀. E.Beg.

Beim Eintreten der Ziege kommt die ganze Herde herbei, an der Spitze einige ♀♀, entferntere Tiere (z.B. ♂♂) im Stechschritt. Nur die Mutter (zuvorderst) hat den Wedel aufgestellt.

0753 Die Ziege harnt.

0754 Das ältere ♂ drängt sich an die Spitze, geht ruhig auf die Ziege zu, senkt den Kopf und greift sie unerwartet rasch an. Die Ziege pariert den Stoss mit den Hörnern, ist aber nicht schnell genug, sodass ihr der Bock mit einer Stange einen Stoss in die Rippen versetzt, worauf sich die Ziege zurückzieht.

0757 Das ♂ bleibt weiterhin an der Spitze der zusammengeschlossenen Herde. Beim gegenseitigen Drohen, vom ♂ durch Kopfsenken angedeutet, zeigt die Ziege Intensionsbewegungen zum Sich-Aufrichten, dazu schlägt sie hin und wieder mit den Vorderläufen auf den Boden.

0805 Ein trächtiges ♀ streckt sich lang aus, beriecht die Ziege kurz unter dem ständig hochgestellten Schwanz. Sogleich nähert sich der alte Bock, drängt die Kuh weg, indem er sie leicht mit dem Geweih berührt, und riecht selbst. Diese zwei Tiere sind die einzigen, welche die Ziege beriechen. Der Rest der Herde hält sich in einer Distanz von 3-5 m um die Ziege herum. Am äussersten Rand der Gruppe befindet sich das Muttertier mit dem Jungen, sie allein zeigt nun noch den typischen Stechschritt.

Diskussion: Wir haben festgestellt, dass gegenüber einer Ziege das Damhirsch-♂ die Führerrolle übernahm und den Fremdling angriff. In einem Versuch mit einem am Gitter vorgeführten Hund war jedoch genau das Gegenteil der Fall: das ♂ zog sich zurück, während die ♀♀ den Hund heftig angriffen. Die Attacke des ♂ vollzog sich mit dem kaum halb

entwickelten und an den Spitzen noch sehr weichen Bastgeweih. Dabei wurde die Parade der Ziege mit dem Geweih abgefangen und ihr obendrein ein hörbarer Stoss versetzt.

Etwas später erfolgte eine naso-anale Kontrolle der Ziege durch das ♂, nachdem sich eine Kuh unmittelbar vorher in gleicher Weise betätigt hatte. Die Ziege selbst verhielt sich den Hirschen gegenüber passiv. Während der Konfrontation mit dem ♂ fielen zwei Verhaltensweisen der Ziege besonders auf: die Intensionsbewegungen zum Sich-Aufrichten und das Klopfen mit den Vorderfüssen. Es darf angenommen werden, dass es sich im ersten Fall um eine Konfliktsituation der Ziege über die Anwendung der spezifischen Kampfweise handelte. Zum Klopfen mit den Vorderläufen kann lediglich die Vermutung ausgesprochen werden, dass hier ein analoges Verhalten zu demjenigen der männlichen Ziegen- und Schafartigen bei der Konfrontation mit Weibchen in Erscheinung tritt (Vergl. HEDIGER, 1954, p. 123; Zwergziegen-Protokoll, Seite 34), dessen Funktionen anscheinend nicht nur auf diejenigen des Bettelns beschränkt bleiben.

Zur Überprüfung des eigenartigen Verhaltens eines Hirsches mit Bastgeweih gegenüber Ziegen wurden folgende Versuche zwischen einer Ziege und verschiedenen Hirschen angestellt:

a) Wiederholung derselben Begegnung mit den gleichen Tieren am 16.6.1953 um 1530 h. (Protokoll 224) Zusammenfassung. Alle Hirsche waren stark mit Betteln beschäftigt, reagierten nur schwach auf die Anwesenheit der Ziege. Diese ergriff vor dem ♂ schon auf grosse Distanz die Flucht, sodass es zu keinerlei Kontakt-Reaktionen kam. Die Ziege kotete nach 4 Minuten. Das negative Ergebnis kann auf die starke Ablenkung der Hirsche durch fütternde Besucher und das daraus resultierende Absinken der Disposition und des Interesses an aussergewöhnlichen Ereignissen zurückgeführt werden. Im vorhergehenden Fall wurde die Begegnung am frühen Morgen, vor dem Erscheinen von Besuchern des Gartens, ausgeführt.

b) Versuche mit einem anderen Damhirschrudel und einer ähnlichen Walliser Ziege am 20.6 und 8.7.1953 um 2033 h. bzw. 0842 h. im Erlenpark Basel (Protokolle 232 und 251). Die Tiere hatten hier einen schätzungsweise $20 \times$ grösseren Raum zur Verfügung und waren ausserdem viel scheuer als die Hirsche im Zoologischen Garten Basel. Die Herde bestand aus 15 Tieren: 12 ♀ ♀, 1 Bock im Bast, 2 Jungtiere. Bei der Ziege handelte es sich ebenfalls um ein adultes ♀ von den gleichen Grösse wie in den vorigen Protokollen. Zusammenfassung der Protokolle.

Beim Eintreten der Ziege bellten die ♀ sehr heftig, die Herde floh eng zusammengeschlossen unter der Führung einer Kuh. Der Bock floh ebenfalls augenblicklich, suchte den entferntesten Winkel des Geheges auf, wo er sich allein aufhielt. Viele Tiere hatten die Wedel aufgestellt, die Spiegelhaare ausgebreitet und rannten teils im Hüfsschritt, teils im Stehschritt hinter dem führenden ♀ her. Die Ziege schnupperte am Boden, meckerte viel. Sie näherte sich den Hirschen nie absichtlich. Auch der Bock liess nicht die leiseste Andeutung zu einer Kontaktnahme sehen.

Nach 12 Minuten näherte sich die Leitkuh der Ziege bis auf 8 m (nur in der ersten

Begegnung, Protokoll 232), blieb wenige Sekunden sichernd vor ihr stehen (Ohren nach vorn, Wedel steil aufgestellt) und kehrte dann im Stehschritt wieder zur Herde zurück. Dies war die einzige Annäherung im Laufe dieser zwei Begegnungen.

c) Begegnung eines Rudels Sika-Hirschen (*Pseudaxis sika*) mit einer Walliser Ziege. Erlenpark Basel. 20.6.1953. 2019 h. (Protokoll 231, Zusammenfassung). Das Rudel bestand aus 12 ♀ ♀, 1 ♂ im Bast, 6 Jährlinge, 4 Junge dieses Jahres. Gleiche Ziege wie oben.

Die Herde reagierte als Ganzes auf das Erscheinen der Ziege: Zusammenschluss, auch derjenigen Tiere, welche die Ziege nicht eintreten sehen konnten. Mit langsamen Schritten näherte sich das Rudel sichernd, in vorderster Front die Kühe, am Schluss der kompakten Gruppe die Jungtiere, der Bock weit zurück hinter den Jungen. Besonders die adulten Tiere fielen durch das Aufrichten der Spiegel auf. Nach 4 Minuten (die vordersten Kühe waren noch ungefähr 12 m von der ruhig stehenden Ziege entfernt), vollführte der Bock als hinterster der sich nähernden Gruppe plötzlich einen Luftsprung und entfernte sich in einer hüpfenden Gangart erregt von der Ziege. Dabei riss er das ganze, in höchster Spannung sich befindende Rudel schlagartig mit. Es floh in derselben Gangart unabhängig vom Bock, unter der Leitung einer Kuh. Der Bock rannte bis zum entferntesten Punkt des Geheges und hielt sich angstvoll am Gitter auf, während sich das geschlossene Rudel ruhiger verhielt. Es erfolgte keine weitere Annäherung.

d) Eine Gruppe von Dybowski-Hirschen (*Pseudaxis hortulorum*) wird mit einer Walliser Ziege zusammengebracht. Z.G.B. 16.6.1953. 0739 h. (Protokoll 222, Zusammenfassung). Bestand der Gruppe: 4 ♀ ♀, 1 Bock im Bast, 1 letztjähriges Junges (♂). Die Hirsche befanden sich in Futtererwartung. Die Ziege war dasselbe Tier wie in allen diesbezüglichen Begegnungen im Zoo Basel.

Sofort nach dem Einlassen der Ziege kam der Bock in normaler Haltung, die Ohren nach vorne gerichtet, auf diese zu. Kein Senken des Kopfes, beide Tiere streckten die Nasen vor, sodass es zu einer kurzen naso-nasalen Beschnupperung kam (Tafel VII, Abb. 1). Beider Ohren waren dabei nach vorne gestellt (vergl. HEDIGER 1950). Der Hirsch zeigte keinerlei Erregungserscheinungen. Sämtliche ♀ ♀ hingegen hatten die Spiegel aufgestellt und waren sehr unruhig. Ihr minimaler Abstand zur Ziege betrug ca 4 m. Nach 13 Minuten löste sich das die ♀ ♀ anführende Tier in geduckter Haltung von der Gruppe los und machte einen kurzen Ausfall gegen die Ziege. Dabei hatte es eine Ohrmuschel nach hinten und eine nach vorne gerichtet.

Ein belaubter Ast wurde zwischen die Ziege und den Bock geworfen. Beide gingen augenblicklich darauf zu: der Hirsch senkte das Geweih, stiess aber nicht zu. Nach einigen Drohgebärden beiderseits gelangte die viel kleinere Ziege als erste an die Blätter (Tafel VII, Abb. 2).

Nach weiteren 14 Minuten griff die Leitkuh mit schmetternden Vorderhufschlägen die Ziege hart an, die Ohren stark nach hinten-seitwärts gelegt.

Diskussion (a-d):

An der Führung der Herden erwiesen sich alle adulten ♂ ♂ in gleichem Masse unbeteiligt. Stets spielten ♀ ♀, meist sogar Mütter die Führerrolle innerhalb der geschlossenen Herde. In zwei Fällen ergriffen ♂ ♂ die Initiative zur Bekämpfung oder Kontrolle des artfremden Tieres: Bei den Damhirschen und bei den Dybowski-Hirschen. Dabei wurden aber nicht etwa die Vorderläufe als Waffe eingesetzt, sondern das Bastgeweih in einem noch stark unterentwickelten Zustand kam sowohl als Angriffs- wie als Drohwaffe zur Anwendung.

Eine eigentliche Körperkontrolle auf olfaktorischem Weg kam 3 mal zur Ausführung und zwar sowohl naso-anal (Dainhirsch, ♀ und ♂), wie nasonasal (Dybowski-♂). Die Ziegen zeichneten sich durch fast gänzlich passives Verhalten gegenüber den geschlossenen ♀ ♀-Gruppen wie auch den initiativen und fliehenden ♂ ♂ aus.

Die Frage, inwiefern sich die Kampfweise der ♂ ♂ mit Bastgeweih in der Gegenüberstellung mit Huftieren anders verhält als die bisher bekannte gegen Raubtiere muss vorderhand unbeantwortet bleiben.

Dank ihrer leichten Handhabung als Versuchstiere wurden die Ziegen zur Prüfung des Begegnungsverhaltens mit einigen weiteren Huftieren verwendet:

1. A: Shetland-Pony (*Equus caballus*), B: Walliser Ziege (*Capra hircus*) Protokoll 134:

Z.G.B. 25.11.1952. 1000 h. Bemerkungen: A: 1 adultes ♀, Mutter des ebenfalls anwesenden, 10 Monate alten ♂. B: 1 starker Bock. Zusammenfassung des Protokolls.

Das Junge ging sogleich von der Mutter weg auf die Ziege zu: Frontalbegegnung ohne Berührung, Wittern auf ca 50 cm Distanz während etwa 20 Sekunden. Mit einem Ruck drehte sich das Fohlen plötzlich und keilte nach der Ziege aus, ohne sie aber zu treffen. Nach 2 Minuten griff die Mutter ein, erwischte den Bock am Rückenhaar. Sie zertrte ihm ein Büschel Haare aus, spuckte es aus und beschnupperte es anschließend. Ihr Benehmen war ganz das eines wütenden Pferdes mit all seinen Ausdruckserscheinungen. Nie schlug sie gegen den stets vor ihr fliehenden Bock aus.

2. A: Mähnenschaf (*Ammotragus lervia*), B: Walliser Ziege (*Capra hircus*) Protokoll 256:

Z.G.B. 10.7.1953. 0728 h. Bemerkungen: A: 14 ♀ ♀, 1 kapitaler Bock und ein jüngerer Bock, 2 Jungtiere. B: ein ♀ mittlerer Grösse. Zusammenfassung des Protokolls.

Als sich die Ziege noch ausserhalb des Geheges befand, drängten sich viele Tiere ans Gitter. Nach dem Einlassen der Ziege sammelte sich die Herde im Hintergrund, beide Böcke stellten sich an die Spitze. Nach 1 Minute näherte sich der Leitbock mit steil aufgerichtetem Schwanz, senkte etwas den Kopf und ging zum Angriff über. Die Ziege floh, blieb aber nach Möglichkeit in der Nähe der beobachtenden Menschen. Nach 3 Angriffen des Bockes (4 Minuten) jagte dieser die ganze Herde auf den Kletterfelsen hinauf, blieb aber selbst unten stehen. Zu ihm gesellte sich kurz darauf ein ♀. Beide blieben unten, griffen die Ziege mehrmals an. Die Herde blieb auf dem Rand des Felsens und beobachtete das Geschehen.

3. A: Lama (*Lama glama*), B: Walliser Ziege (*Capra hircus*) Protokoll 257:

Z.G.B. 10.7.1953. 0742 h. Bemerkungen: A: 5 ♀ ♀, 1 adultes ♂ und ein letztjähriges ♂. B: wie oben. Zusammenfassung des Protokolls.

Die Herde versammelte sich augenblicklich am Gitter. Einmal im Gehege, wurde

die Ziege förmlich umdrängt. Sämtliche Tiere, zuvorderst der Hengst, versuchten mit langgestreckten Hälsen den Analpol der Ziege zu beriechen. Sowohl die Lamas als auch die Ziege hatten die Schwänze steil aufgestellt. Es kam jedoch zu keiner direkten Beschnupperung, da sich die Ziege den Lamas immer wieder entzog. Nach 6 Minuten begab sich die Ziege in den Stall der Lamas, wohin ihr der Hengst folgte. In die Enge getrieben stellte sich die Ziege mit dem Rücken zur Wand, legte die Ohren nach hinten und streckte in rascher Folge ihre Zunge über die Lippen hinaus (Vergl. HEDIGER 1954, p. 123, und Zwergziegen-Protokoll Seite 37). Hierauf entfernte sich der Hengst, während sich die Ziege über das vorhandene Futter hermachte.

4. A: Zwergflusspferd (*Choeropsis liberiensis*), B: Zwergziege (*Capra hircus nanus*) Protokoll 76:

Z.G.B. 25.8.1952. 0807 h. Bemerkungen: A: 1 adultes ♀, die Mutter des ebenfalls anwesenden, 10 Monate alten ♀. B: ein starker Zwergziegenbock. B wurde in das leere Gehege gebracht, etwas später betraten die beiden Zwergflusspferde den Raum, in dem sie sich kurz vorher noch aufgehalten hatten. Zusammenfassung des Protokolls.

Der Ziegenbock schrie laut und andauernd. Als die beiden Tiere eintraten, erstarb das Schreien sogleich. So weit als möglich entfernte sich der Bock von den ruhig dastehenden, die Ohren bewegenden Zwergflusspferden. Nach 3 Minuten ging das alte ♀ vor, beroch den Boden und riss daraufhin das Maul mehrmals maximal auf. Der Ziegenbock kotete ganz dünn und hell. In der 8. Minute fand das alte ♀ diese Stelle, beschnupperte sie eingehend und riss anschliessend mehr als 20 Mal in der oben beschriebenen Weise das Maul auf. Ebenso verfuhr das jüngere Tier. Der Bock zeigte sich äusserst verängstigt. Als das alte ♀ langsam und mit vorgestrecktem Kopf auf ihn zu kam, flüchtete er in das Wasserbecken, das er aber sogleich wieder verliess. In keinem Fall wurde die Ziege jedoch von den Zwergflusspferden ernstlich angegriffen.

5. A: Tapir (*Tapirus terrestris*), B: Zwergziege (*Capra hircus nanus*) Protokoll 83:

Z.G.B. 27.8.1952. 0746 h. Bemerkungen: A: ein adultes ♂, B: ein starker Bock. Der Tapir stand fressend in seinem Stall, als die Ziege in sein Gehege gelassen wurde.

Laut schreiend rannte die Ziege in dem Käfig umher. Erst nach 2 Minuten kam der Tapir aus seinem Stall, wandte sich aber nicht in der Richtung der Ziege. Etwa 4 m von seinem Stall entfernt stand er still, spritzte einen starken Harnstrahl gegen die Stalltüre. Hierauf nahm der Tapir für einen kurzen Moment die Verfolgung des Ziegenbockes auf, liess aber schon nach ein paar Schritten wieder davon ab. Er senkte den Kopf, beroch die Stelle, an der die Ziege vorher gestanden hatte und verharrte darauf in Flehmstellung, ohne aber den Rüssel eigentlich zu rümpfen. In der 4. Minute begab sich der Tapir zum Wasserbehälter, um zu trinken. Anschliessend suchte er wieder seinen Stall auf, ohne sich nochmals um die Ziege zu kümmern. Dort frass er weiter. Die Ziege zeigte keinerlei Annäherungsversuche, sondern hielt sich meist am Gitter auf.

Diskussion (1-5):

a) Direkte Kontrolle — Eine auffallende Tendenz zur direkten Kontrolle des artfremden Tieres im eigenen Raum zeichnete sich in erster Linie bei

den Lamas ab, andeutungsweise auch beim Ponyfohlen. Dabei zeigte es sich, dass auch in derartigen Situationen ein bestimmtes Kontrollverhalten vorgezogen wird: Lama naso-anal, Pony naso-nasal. Im Falle der Mähnenschafe wurde die Kontrolle durch die Angriffe des Bockes unterbunden.

b) Indirekte Kontrolle — Einen besonders ausgeprägten Fall von indirekter Kontrolle stellten die Zwergflusspferde dar. Die Suche nach indirekten Merkmalen des artfremden Tieres im Territorium erwies sich als von primärer Bedeutung. Wie schon anlässlich der Begegnung mit der Schildkröte äusserte sich ein bestimmter Zustand der Tiere durch das gewaltige Maulaufreissen.

Diese Beispiele zeigten u.a., dass bei Begegnungen mit artfremden Huf-tieren nicht in jedem Fall die spezifische Kontrollweise zur Anwendung gelangt. Im besonderen bei den Lamas haben wir gesehen, wie ungleich sich das Kontrollverhalten gegenüber Artgleichen (Seite 29 — indirekte Kontrolle) und Artfremden (Seite 74 — direkte Kontrolle) abspielte. Deshalb müssen wir bei Lama verschiedene Möglichkeiten der Kontaktnahme voraussetzen. Vor allem interessieren uns die Zusammenhänge zwischen dem indirekten Kontrollverhalten und den sozialen Beziehungen. Es scheint, dass die indirekte, relativ primitive Kontrolle dem intraspezifischen Sozial-leben angehört, während die direkte Kontrollweise generell angewendet werden kann.

In engem Zusammenhang mit diesem letzten Kapitel „Begegnungen zwischen artfremden Tieren“ wurde ein weiteres, etwas spezielleres Problem behandelt: „Die Schlangenfurcht der Affen“. Es handelt sich dabei um eine Serie von Begegnungs-Experimenten zwischen Affen verschiedenster Arten und einer Anzahl schlangenartiger Tiere, Schlangenattrappen und Schlangen selbst. Die Resultate dieser Untersuchungen werden an anderer Stelle erscheinen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wurde in dieser Arbeit versucht, das Begegnungsverhalten von Tieren bei der Konfrontation mit Artgleichen oder Artfremden auf vorwiegend phaenomenologischer Grundlage zu beschreiben. An 244 verschiedenen Tierarten dreier Zoologischer Gärten gelangte in 814 Begegnungen die Aufnahme oder die Wiederaufnahme (nach Trennung) interindividueller Beziehungen zur Beobachtung. Als Darstellungsweise kam die Wiedergabe einzelner typischer Protokolle im Text zur Anwendung. Am Ende einzelner Abschnitte wurden zusammenfassende Diskussionen eingefügt.

2. Begegnung bedeutet Kontrolle. Es liessen sich folgende Kontrollmöglichkeiten aufzeichnen: 1. akustische, 2. optische, 3. olfaktorische, 4. taktile, 5. olfaktorisch-taktile Kontrolle.

3. Die olfaktorische Kontrolle wird in eine direkte und in eine indirekte Kontrolle unterteilt: entweder bezieht sie sich auf bestimmte Körperteile des Partners oder auf indirekte Merkmale desselben im Raum (zB. Kot- oder Markierungsstellen).

4. Nach den beteiligten Körperpartien im Verlauf der direkten Kontrolle wurde der Kontakt als naso-nasal, naso-genital, naso-anal usw. bezeichnet. An verschiedenen Tieren wurde eine Anzahl Kontaktpunkte in der Reihenfolge ihrer Beanspruchung aufgezeichnet. Es ergaben sich Zusammenhänge zwischen der morphologischen Erscheinung und den bevorzugten Kontaktstellen.

5. Unter den Ausdruckserscheinungen wurde vor allem denjenigen der Ohren besondere Beachtung geschenkt. Die Analyse eines im Zoologischen Garten Basel gedrehten Filmes über das Begegnungsverhalten von *Rhinoceros unicornis* erlaubte die Festlegung einiger typischer Verhaltensformen.

6. Eine eingehende Beschreibung erfuhren die Verhaltensweisen im Territorium, vor allem im Zusammenhang mit dem Markieren. Einzelne Arten zeichneten sich durch intensive Beziehungen zu Kot und Harn aus.

7. Begegnungen zwischen Artgleichen. Huftiere und Raubtiere zeigten eine Vielfalt sämtlicher Kontaktformen. Eindeutiger schienen die Verhältnisse bei den Primaten, bei welchen die direkte Kontrolle, auch für die markierenden Prosimier, die Regel war. Letztere kontrollierten vorwiegend naso-nasal, während die echten Affen sich hauptsächlich dem Genitalpol zuwandten. Somit erfährt der Kopf der Affen eine weitgehende Befreiung von elementaren Funktionen und gewinnt dadurch eine höhere Bedeutung als Werkzeug der evoluierten optischen Kontrolle: er wird zum Träger des höchsten sozialen Instrumentes, der Ausdruckserscheinungen.

8. In einem zweiten Abschnitt wurde das Verhalten einiger ausgewählter Arten in der Begegnung mit Artfremden, zT. sogar recht artfernen Tieren, wie zB. Schildkröten, beschrieben. Dabei stellte sich u.a. heraus, dass Hirschrudel als geschlossenes Ganzes unter der Führung eines ♀ auf eine Schildkröte oder eine Ziege in ihrem Territorium reagierten.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANTONIUS, O. (1937). Ueber Herdenbildung und Paarungseigentümlichkeiten der Einhufer. — Z. f. Tierps. 1, p. 259-289; 2, p. 115-117.
 — (1939). Ueber Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. — Z. f. Tierps. 3, p. 263-278.
 — (1942). Nachtrag zu Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. — Z. f. Tierps. 5, p. 38-42.
 BALLY, G. (1953). Grundsätzliches zur Begegnung von Mensch und Tier. — Extr. d. arch. néerl. d. Zool. 10, Sup. 2, p. 24-33.
 BOPP, P. (1954). Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. — Rev. suisse de Zool. 61, (1), p. 83-151.
 BOYD, H. (1953). On Encounters between wild white-fronted Geese in Winter Flocks. — Behaviour 5 (2), p. 85-129.
 BRUHIN, H. (1953). Zur Biologie der Stirnaufsätze bei Huftieren. — Physiologica comparata et oecologica 3 (1), p. 63-92; 3 (2), p. 93-127.
 BUYTENDIJK, J. (1938). Wege zum Verständnis der Tiere. — M. Niehans Verlag, Zürich/Leipzig.
 — (1950). Zur Phaenomenologie der Begegnung. — Eranos-Jahrb. 19, 1950, p. 431-486.
 CHRISTOFFEL, H. (1944). Trieb und Kultur. — Benno Schwabe, Basel.

- DARWIN, C. (1899). Der Ausdruck der Gemütsbewegungen. — E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart. (Übers. V. CARUS).
- FIEDLER, W. (1955). Ueber einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren. — Rev. suisse de Zool. 62 (2), p. 230-240.
- GEE, E. (1952). The great Indian one-horned Rhinoceros. — Oryx 1, p. 224-227.
- (1952). The great Indian one-horned Rhinoceros. — J. Beng. nat. hist. soc. 25, p. 173-177.
- (1953). The Life History of the great Indian one-horned Rhinoceros (*Rhinoceros unicornis* Linn.). — J. Bomb. nat. Hist. Soc. 51 (2), p. 241-248.
- (1953). Further Observations on the great Indian one-horned Rhinoceros (*R. unicornis* L.). — J. Bomb. nat. Hist. Soc. 51 (4), p. 765-772.
- GOETHE, F. (1939). Ueber das Anstossnehmen der Vögel. — Z. f. Tierps. 3, p. 371-374.
- GRZIMEK, B. (1944). Begrüssung zweier Pferde; das Erkennen von Phantomen und Bildern. — Z. f. Tierps. 5 (3).
- HEDIGER, H. (1941). Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. — Mitt. d. naturf. Ges. Bern, p. 37-55.
- (1944). Ueber die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wirbeltieren. — Schw. Z. f. Psych. u. i. Anw. 3, p. 170-182.
- (1945). Vom Traum der Tiere. — Ciba-Zeitschr. 99.
- (1947). Ist das tierliche Bewusstsein unerforschbar? — Behaviour 1 (2), p. 130-137.
- (1954). Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. — Büchergilde Gutenberg, Zürich.
- KEARTON, C. (1923). Photographing wild life across the world. — London.
- KEILBACH, R. (1953). Vergleichend-anatomische Studien über die Säugernase mit bes. Berücksichtigung des Knorpelskelettes. — Wiss. Z. d. Univ. Greifswald 3, 1953/54, math. nat.w. Reihe No 4/5, p. 201-244.
- KORTLANDT, A. (1953). Signal, Ausdruck und Begegnung. — Extr. d. arch. néerl. d. Zool. 10, Sup. 2, p. 65-78.
- KRUEGER, A. (1934). Über das Verhältnis des Kindes zum Tiere. — Z. f. angew. Psych. 47 (1 + 2), p. 11-64.
- LORENZ, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. — J. f. Orn. 83 (2), p. 137-213; 289-413.
- PARDI, L. (1948). Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten von *Polistes gallicus*. — Behaviour 1 (2), p. 138-172.
- PECHUËL-LOESCHE, E. (1882). Loango-Expedition (1873-1876). — Leipzig.
- PILTERS, H. (1954). Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Tylopoden, unter bes. Berücksichtigung der neuweltlichen Formen. — Z. f. Tierps. 11 (2), p. 213-303.
- PORTMANN, A. (1938). Nachwort zu: MUELLER, A., Fortpflanzung als Polaritätserscheinung.
- (1948). Die Tiergestalt. — Fr. Reinhardt, Basel.
- (1954). Das Tier als soziales Wesen. — Rhein-Verlag, Zürich.
- SCHENKEL, R. (1947). Ausdrucksstudien an Wölfen. — Behaviour 1 (2), p. 81-129.
- SCHNEIDER, K. (1935). Zur Fortpflanzung, Aufzucht und Jugendentwicklung des Schabrackentapirs. — D. Zool. Garten 8 (4/6), p. 83-99.
- SPITZ, R. (1945). Diacritic and coenesthetic organisations. — The psychoanalytical Rev. 32 (2), p. 146-162.
- TINBERGEN, N. (1940). Die Uebersprungbewegung. — Z. f. Tierps. 4 (1), p. 1-40.
- UEXKUELL, J. und SARRIS, E. (1931). Das Duftfeld des Hundes. — Z. f. Hundefor. 1 (3/4), p. 55-68.
- VERHEYEN, R. (1954). Monographie éthologique de l'Hippopotame (*Hippopotamus amphibius* L.). — Bruxelles, Inst. d. Parcs. nat. d. Congo belge.

- WIRZ, K. (1950). Studien über die Cerebralisation: Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. — Act. anat. Vol. 9 (1/2), p. 134-196.
- WOERNER, R. (1940). Theoretische und experimentelle Beiträge zum Ausdrucksproblem. — Z. f. angew. Psych. u. Charakterkunde 59 (5/6), p. 257-318.

SUMMARY

1. This study tries to describe on a phenomenological basis the encounter-behaviour by confrontation of animals of the same and of other species. In 814 encounters of 244 different species of animals in three Zoological Gardens the taking up or re-taking (after separation) of inter-individual relations was observed. Some typical minutes of such encounters are given in the text. At the end of some chapters summarising discussions were inserted.

2. Encounter means control. The following possibilities of control were found: 1. acoustic, 2. optical, 3. olfactory, 4. tactical, 5. olfactory-tactical control.

3. The olfactory control is subdivided into a direct and an indirect control: either it refers to certain body-parts of the partner or to indirect signs of it in the environment (*e.g.* defaecation or markings deposited on various places).

4. According to the body-parts engaged in the direct control, this control was described to be naso-nasal, naso-genital, naso-anal *etc.* For some animals a certain number of contact points were numbered in the sequence of their functioning. There exist some connections between the morphological appearance and the privileged spots of contact.

5. Among the manifestations of expression special attention was paid to the ears. The analysis of a film produced in the Basel Zoological Garden on the encounter-behaviour of *Rhinoceros unicornis* shows some typical forms of behaviour.

6. Fully described were the behaviour patterns in the territory, above all in connection with demarcation. Some species distinguished themselves by intense relations to excrement and urine.

7. Encounters among animals of the same species. Ungulates and predatory animals showed a variety of all kinds of contact. Less ambiguous appeared the circumstances for the primates: here the direct control — also for the marking *Prosimia* — was a rule. The latter control chiefly in the naso-nasal way, while Monkeys preponderantly prefer the genital pole. Thus, the head of the Monkeys gains a high signification as a means of the optical control: it comes to be the carrier of expression, the highest amongst the social instruments.

8. In a second chapter the behaviour of some selected species are described encountering animals of other — partly rather remote — species, as. *e.g.* Mammals and Tortoises. Here it proved that Deer under the guidance of a female reacted as a closed formation upon a Tortoise or a Goat in their territory.

NACHWORT

Es ist mir eine Freude, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr H. HEDIGER für die Ueberlassung dieses Arbeitsgebietes sowie für die Förderung meiner Untersuchungen meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Auch Herrn Prof. Dr A. PORTMANN möchte ich für sein freundliches Interesse und für seine zahlreichen literarischen und wertvollen morphologischen Hinweise danken.

Ferner schulde ich meinen Dank Frau Prof. Dr M. MEYER-HOLZAPFEL, Herrn Dr L. FORCART und Herrn Dr R. SCHENKEL für manche mündliche und schriftliche Mitteilungen.

Der Leitung des Zoologischen Gartens Basel, Herrn Prof. Dr R. GEIGY, Herrn Dr E. LANG und Herrn W. WENDNAGEL danke ich für ihre Anteilnahme und Unterstützung meiner Arbeiten, sowie für die Finanzierung meines Nashornfilmes (Wissenschaftlicher Fonds des Zoo Basel).

Schliesslich spreche ich allen denjenigen, die mir bei dieser Arbeit in irgend einer Weise behilflich gewesen sind, vor allem aber den Wärtern der Zoologischen Gärten Basel und Zürich und dem Verwalter des Erlenparkes Basel, Herrn H. FEUZ, ebenfalls meinen Dank aus.

CURRICULUM VITAE

Als 2. Kind des MAX SCHLOETH, Kaufmann von Basel (gestorben am 31. Mai, 1951) und seiner Gattin MARGUERITE, geb. VON BRUNN, wurde ich, ROBERT FERDINAND SCHLOETH, Bürger von Basel, am 2. Juli 1927 in Basel geboren. Dasselbst besuchte ich die Primarschule und das Realgymnasium bis an die Oberstufe, worauf ich in die École Supérieure de Commerce, Neuchâtel übertrat. Im Herbst 1947 legte ich an dieser Lehranstalt die Maturitätsprüfung ab.

Zu Beginn des Wintersemesters 1947/48 immatrikulierte ich mich an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel, um mit der gütigen Erlaubnis meiner Eltern im Hauptfach Zoologie, Botanik, Psychologie und Bakteriologie in den Nebenfächern zu studieren. Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: H. ERLENMEYER, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, E. HANDSCHIN, H. HEDIGER, P. HUBER, W. KUHN, H. KUNZ, M. LÜSCHER, H. MISLIN, H. NÜESCH, A. PORTMANN, T. REICHSTEIN, J. TOMCZIK und W. VISCHER.

Die Dissertation entstand im Zoologischen Garten Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER.



Abb. 1. *Hydrochoerus capybara*. Beispiel einer naso-nasalen Begegnung zwischen einem neugeborenen Jungen und einem Adulttier. Zu S. 13.



Abb. 2. *Tremarctos ornatus*. Links das ♂ A, rechts das ♀ B. „Kobrastellung“ des ♀, Ohren nach hinten gelegt. Zu S. 17.



Abb. 1. *Canis lupus*. Das ♀ B (links) droht gegen das aufdringliche ♀ A.
Zu S. 19, Foto H. HÄFELFINGER.



Abb. 2. *Canis lupus*. Das ♀ A kontrolliert das ♀ B genital (vom Bauch aus).
Interessant ist die Schwanzhaltung von B. Zu S. 19; Foto H. HÄFELFINGER.

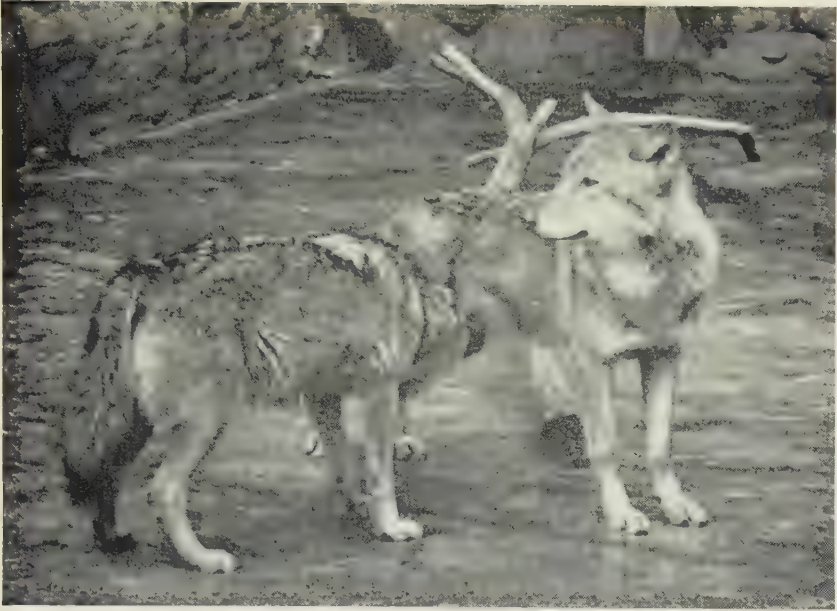


Abb. 1. *Canis lupus*. Das ♀ A kontrolliert das ♂ genital (Protokoll 428).



Abb. 2. *Lama huanacho*. Beispiel einer naso-nasalen Begegnung. Ein Guanaco begrüßt das soeben geborene, zum Teil noch in den Embryonalhüllen steckende Junge eines ♀ der Herde.



Abb. 1. *Rhinoceros unicornis*. Bild Nr. 24 aus der beschriebenen Szene des Filmes.
Punkt 5 im Schema von S. 39.



Abb. 2. *Rhinoceros unicornis*. Bild Nr. 65 des Filmstückes. Punkt 14 im Schema
von S. 39.



Abb. 1. *Equus asinus sardinicus*. Kampf der ♂♂ A und B. Das angreifende Tier rechts legt die Ohren nach hinten an den Kopf. Zu S. 43.



Abb. 2. *Lemur catia*. Naso-nasale Begrüssung zwischen dem ♀ B (unten) und dem 1. ♂ A. Zu S. 52; Foto INHELDER.



Abb. 1. *Lemur catta*. Beispiel einer naso-genitalen Annäherung. Zu beachten sind die Gespanntheit und die Schwanzhaltung des Tieres links. Zu S. 52;
Foto E. INHELDER



Abb. 2. *Choeropsis liberiensis*. Begegnung mit einer Schildkröte. Das alte ♀ während der Bewegung des Maulaufreissens. Das jüngere ♀ beriecht die Schale.
Zu S. 70.

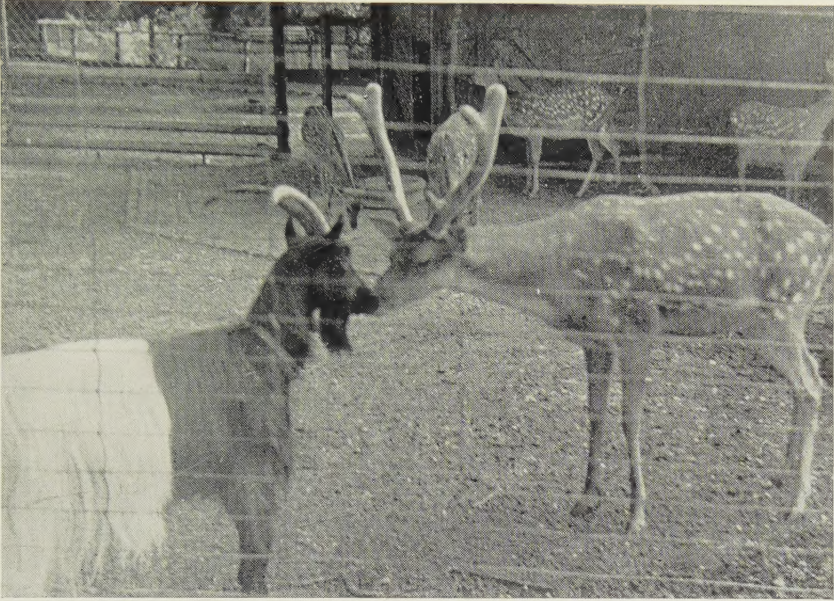


Abb. 1. *Pseudaxis hortulorum* und Walliser Ziege. Naso-nasale Beschnupperung. Der Hirsch trägt das Bastgeweih (zu Seite 73).

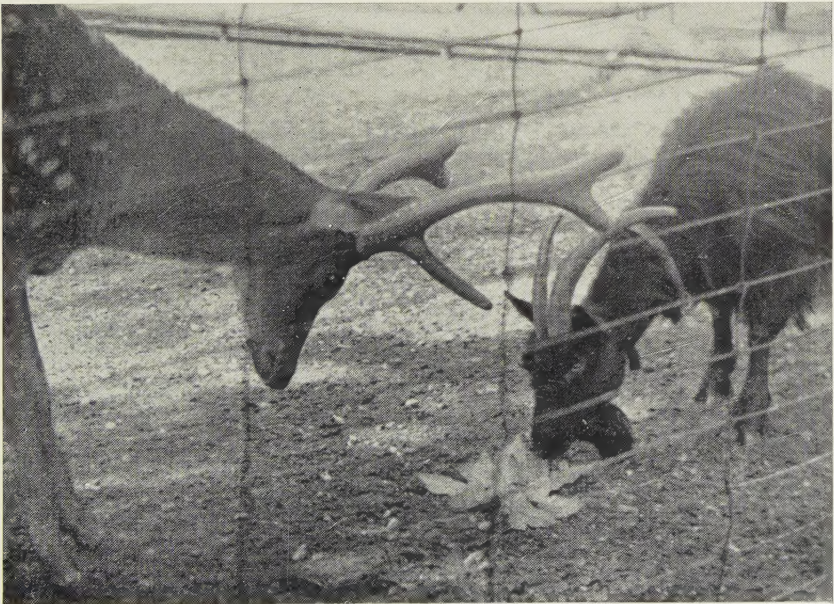


Abb. 2. *Pseudaxis hortulorum* und Walliser Ziege. Der Hirsch droht mit dem Bastgeweih gegen die fressende Ziege (zu Seite 73).

